L. v. Bertalanffy

Theoretische Biologie

Erster Band

Gebrüder Borntraeger Berlin

Biol
B

Theoretische Biologie

von

Dr. Ludwig v. Bertalanffy

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

Erster Band:

Allgemeine Theorie, Physikochemie, Aufbau und Entwicklung des Organismus

Mit 4 Textabbildungen

360625
25. 1. 39.

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12 a
1932

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übertragung in fremde Sprachen, vorbehalten
Copyright 1932, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) G. m. b. H., Neuruppin

Printed in Germany

Vorwort

In diesem Werke wird ein Versuch unternommen, die heute vorhandenen theoretischen Ergebnisse der Biologie zusammenzufassen, zu ordnen und unter einem einheitlichen Gesichtspunkt darzustellen. Sein Ziel ist erstens die Klärung und Sichtung der gegenwärtig in der Lebenswissenschaft angewendeten Begriffe und Theorien — sowohl der allgemeinen Grundeinstellungen über den Sinn und die Aufgaben biologischen Forschens, wie auch der Erklärungen, die man für die einzelnen Tatsachengebiete der Lebenserscheinungen gegeben hat. Zweitens aber soll der Versuch einer theoretischen Grundlegung unserer Wissenschaft unternommen werden. Die Notwendigkeit dieser beiden Aufgaben dürfte heute ziemlich allgemein anerkannt sein. Wohl die meisten Forscher sind sich darüber einig, daß die Begriffs- und Theorienbildung in der Biologie vielfach unbefriedigend ist, und daß der Fortschritt in der begrifflichen Klärung ihr nicht weniger notwendig ist als der Fortschritt in der Tatsachenerkenntnis. Die Hoffnung scheint begründet, daß die theoretische und begriffliche Klärung beitragen kann zur Befreiung von überflüssigen Streitigkeiten und Scheinproblemen, an denen das theoretische Denken in der Biologie sich vielfach erschöpfte, und zur Erkenntnis der wahren Probleme, an denen es in Zukunft seine Kraft erproben muß. Zugleich aber scheint es an der Zeit, unsere reiche Tatsachenkenntnis, so weit es heute möglich ist, zu einem synthetischen Gesamtbilde zusammenzufügen.

„Müsset im Naturbetrachten immer eins wie alles achten." In mehrfacher Beziehung dürfen wir GOETHES wundersam klares Bekenntnis als das Leitmotiv unserer Arbeit beanspruchen. Ein Unternehmen, wie das uns vorschwebende, muß frei von Einseitigkeit sein. Es muß trachten, gegensätzlichen Auffassungen, soweit sie sich vor der Kritik als berechtigt ausweisen, in gleicher Weise gerecht zu werden und sie in harmonische Einheit zu bringen. In unserer Wissenschaft ist diese Maxime nicht immer angewendet worden. Was bei einem Objekt, einer Versuchsanordnung, einer Betrachtungsweise sehr wohl zutreffen mag, das wurde oft als allgemeines und andere ausschließendes Resultat aufgefaßt. Kam man dann bei anderen Objekten, Methoden, Betrachtungsweisen zu andersartigen Ergebnissen, so entstanden die verwirrenden und widersprechenden Auffassungen und Theorien, die als absolute Gegensätze betrachtet wurden, während sie in Wirklichkeit oft Teilwahrheiten darstellen. Aus der notwendigen Spezialisierung der Wissenschaft erwuchsen theoretische Gegensätze, die offenbar nicht einseitig im Sinne eines Spezialgebietes zu bereinigen sind. So haben wir geduldig alles zu sammeln, was zu einer allgemeinen Lehre vom Leben von Bedeutung ist oder sein wird, und es unter vorsichtiger Abwägung einer Synopsis einzuordnen. Und ebenso

müssen wir dem Leben gegenüber sowohl die einzelnen Erscheinungen und Vorgänge erkennen, als auch, in einer synthetischen Betrachtungsweise, ihrer aller Ganzheit und Zusammenhang. „Müsset im Naturbetrachten immer eins wie alles achten."

So dringend erscheint uns bei dem heutigen Zustande der Wissenschaft eine theoretische Klärung und Entwicklung, daß wir uns von der „konkreten" Arbeit der Ausbildung der biologischen Theorie zuwandten. Freilich sind die Schwierigkeiten, mit denen ein synthetischer Versuch in der Biologie zu kämpfen hat, außerordentlich groß, und so ist es begreiflich, daß der Forscher einem solchen Unternehmen oft mißtrauisch gegenübersteht. Die Forschung hat — wie M. Hartmann betont — eingesehen, daß überstürzte Synthesen in der Biologie heute nichts fruchten, daß eine allgemeine Theorie des Lebens nicht möglich ist. Nur auf Teilgebieten kann man zur Errichtung einer solchen schreiten, für die man exakte experimentelle Begründung verlangt, und auf diesem Wege hat man — wie z. B. in der Vererbungslehre — große Erfolge erzielt.

Es ist vor allem die große Kompliziertheit des Organischen, welche die Aufstellung allgemeiner Theorien so schwer macht. So berechtigt jedoch dieser Gesichtspunkt ist, so sollte man ihn nicht als ein asylum ignorantiae des Verzichtes auf theoretische Durchdringung benutzen. Es scheint uns nicht richtig, in der Kompliziertheit der biologischen Phänomene den einzigen Grund für das Fehlen strenger Theorien und Gesetzlichkeiten auf den meisten ihrer Gebiete zu erblicken. Theorien und Naturgesetze haben die Verpflichtung, einfacher zu sein als die von ihnen beschriebenen, verwirrenden Erscheinungen, indem sie geeignete Wege der Abstraktion einschlagen. Sicher gehört z. B. das Phänomen der Vererbung zu den allerkompliziertesten Lebenserscheinungen, von deren kausaler oder gar physiko-chemischer Erklärung wir weit entfernt sind. Dennoch ist es möglich, eine strenge und im Prinzip simple Gesetzlichkeit — die Mendelsche — dafür anzugeben, weil wir dem schöpferischen Tiefblick ihrer Begründer geeignete Abstraktionen verdanken, welche gesetzliche Beziehungen in dem hinsichtlich seiner Einzelvorgänge undurchschaubaren Geschehen der Realisierung der Erbanlagen zu den fertigen Merkmalen hervorheben. Dieses Beispiel zeigt, daß die Kompliziertheit eines Geschehens kein Hindernis für die Aufstellung strenger Gesetzlichkeiten zu sein braucht, daß wir aber dazu auch geeigneter Wege zur Herstellung gesetzmäßiger Verknüpfungen, d. h. geeigneter theoretischer Ideen bedürfen.

Daß eine Theorie mit wenigen allgemeinen Gesetzlichkeiten für die vielen, so verschiedenartigen Erscheinungen des Lebens nicht möglich ist, ist offenkundig; hat ja nicht einmal die Physik noch ein derartiges Ziel erreicht. Wohl aber scheint etwas anderes möglich und notwendig: nämlich den allgemeinen Gesichtspunkt anzugeben, unter dem biologische Theorien aufgefunden und die vorhandenen theoretischen Einstellungen bewertet werden müssen. So verschieden etwa die Theorie des Stoffwechsels und jene der Vererbung ist, so verschieden auch die Methoden sind, welche die Physiologen und die Genetiker anwenden, so schließt das nicht aus, daß bei allen diesen verschiedenen Gebieten eine einheitliche Grundauffassung angewendet werden kann und muß.

Eine Vereinheitlichung der biologischen Theorienbildung in diesem Sinne ist, wie wir glauben, auf dem Boden jener Anschauung möglich, die wir als die „organismische" bezeichnen, und deren Sinn darin besteht,

daß wir zur Erkenntnis der biologischen Erscheinungen nicht nur der möglichst tief zu treibenden Analyse bedürfen, welche in dem zunächst unübersehbaren Getriebe der Lebensvorgänge, speziell mit Hilfe des Experiments, die einzelnen Komponenten erkennen läßt; sondern daß unser Ziel weiters sein muß, die Ordnungsgesetzlichkeit zu erkennen, in welcher diese Teile und Teilprozesse zusammengefügt sind, und die eben das für das Leben Charakteristische darstellt. Es ist damit bereits gesagt, daß der „Begriff des Organismus" und die „organismische Auffassung" noch in keiner Weise eine Erklärung bedeuten will, sondern eine Problemstellung und ein Programm, das nur die weitere Arbeit der Forschung auszufüllen vermag, und das für die letztere eine Grundlage neuer Fragestellungen und planmäßigen Experimentes sein kann.

Es wird aus dem Verlaufe dieses Buches hervorgehen, daß diese Anschauung es ist, die sich heute aus den gegensätzlichen Auffassungen der Biologie immer deutlicher herauskristallisiert, und zu der Forscher aus den verschiedensten Gebieten — der Physiologie, Zytologie, Entwicklungsmechanik, Genetik, Ökologie, biologischen Erkenntnistheorie und Naturphilosophie, Psychologie, Physik usf. — geführt werden. Ob dabei der von uns als kurzes Schlagwort eingeführte Name „organismische Biologie" gebraucht wird, oder ob die hier vorliegende Grundeinstellung mit einem anderen oder gar keinem besonderen Namen bezeichnet wird, ist eine durchaus sekundäre Frage. Auswertungen der Auffassung des Verf. haben der Physiker und Naturphilosoph B. Bavink (*Jenseits von Mechanismus und Vitalismus.* Unsere Welt, 21, 1929), H. Lassen (*Mechanismus, Vitalismus, Kausalgesetz a priori und die statistische Auffassung der Naturgesetzlichkeit in der gegenwärtigen Physik.* 1931 — Dissertation aus der Cassirer-Schule, der wir allerdings in einigen Punkten nicht zustimmen), der Ökolog F. Gessner (*Die philosophischen Grenzfragen in der Biologie.* 1932) gegeben; H. Zimmermann (*Theoretische Biologie und Medizin.* Klin. Wochenschr. 11, 1932) hat dieselbe in ausgezeichneter Weise auf medizinische Probleme angewendet. Wenn in dem „vorkopernikanischen Zustand der Biologie" (Bertalanffy) heute Kräfte am Werk sind, die der Schaffung einer theoretischen Biologie zustreben, so zeigt nach Zimmermann die theoretische Entwicklung der Medizin eine auffallende Übereinstimmung mit der im Entstehen begriffenen theoretischen Biologie, und es scheint ihm ein Punkt erreicht, der jetzt schon als „historisch bedeutungsvoll" bezeichnet werden muß. So weist Zimmermann einen genauen Parallelismus zwischen den theoretisch-biologischen Anschauungen des Verf. und den Entwicklungen nach, die sich gegenüber den früheren, summativen Auffassungen derzeit in der Medizin vollziehen. Speziell an zahlreichen Beispielen aus der Neurologie, Reflexologie und Klinik der Neurosen und weiterhin an den Begriffen der Gesundheit und Krankheit zeigt er, daß die „organismische" Auffassung ein brauchbarer Leitgedanke, ein wirkliches Forschungsprogramm für die Medizin sein könne. Diese medizinische Verwertbarkeit unserer Einstellung kann in ihrer Bedeutung nicht hoch genug veranschlagt werden; denn das medizinische Denken ist — wie Zimmermann mit Recht hervorhebt — ein feiner Maßstab für die Brauchbarkeit theoretischer Vorstellungen, die hier mit der praktischen Wirklichkeit konfrontiert, und wobei sich nicht bewährende Theorien (wie die vitalistische) sofort als Luftgespinste enthüllt werden.

Ungefähr gleichzeitig mit unserer „Kritischen Theorie der Formbildung" erschien „*The Organismal Conception*" von W. E. Ritter und E. W. Bailey (Univ. Calif. Publ. in Zool. 51, 1928), zwei Jahre nach ihr E. S. Russells „*Interpretation of Development and Heredity*" (1930), die, ohne freilich unseren Namen zu nennen, fast wörtlich ähnliche Formulierungen brachte, wie unser erwähntes Buch. In einer soeben erschienenen Arbeit (*Die Logik der Naturwissenschaften.* Biol. Zbl. 52, 1932) betont der Physiologe H. Jordan nicht nur nachdrücklich die Notwendigkeit logischer Kritik zur Reinigung der in der Biologie angewendeten Begriffe, sondern entwickelt auch seine hier (S. 12f., 88ff.) besprochenen Anschauungen zu einer Auffassung des Organismus als dynamischen Ganzen weiter, die vollständig in einer Linie mit den von uns an den genannten Stellen schon vor dem Erscheinen des Artikels niedergeschriebenen Forderungen liegt. R. Woltereckes „*Grundzüge einer allgemeinen Biologie*" (1932) kamen uns erst nach Abschluß des vorliegenden Buches zu; der Leser beider Werke wird leicht Verwandtes und Gegensätzliches herausfinden.

Von nicht geringerer Bedeutung ist, daß auch die Kritiker, die sich mit der „organismischen" Auffassung des Verf. auseinandersetzten, letzten Endes mit ihr weitgehend einig sind. In einem schönen programmatischen Artikel entwickelt M. Hartmann seine Auffassungen über „*Allgemeine Biologie. Ihre Aufgaben, ihr gegenwärtiger Stand und ihre Methode*" (Der Biologe 1, 1932). Er weist alle Versuche, synthetisch eine allgemeine oder theoretische Biologie zu begründen, ab; nichtsdestoweniger betont er nachhaltig den Ganzheitscharakter der Lebensvorgänge. Wenn Hartmann sagt, daß „nicht durch Betonung und Kennzeichnung des Ganzheitscharakters", sondern nur durch die „mühsame, Schritt für Schritt weiterführende kausalgesetzliche Analyse" Erkenntnisse gewonnen werden, so ist diese Einstellung ohne weiteres verständlich; denn die Kausalanalyse ist das tausendfältig erprobte Werkzeug des Forschers, während theoretische und „organismische" Forschungsweisen erst in den Anfängen stehen und zu ihrer wissenschaftlichen Verwertung erst erprobt und durchgebildet werden müssen. Wenn Hartmann aber zugesteht, daß wir trotz aller physiko-chemischen Erkenntnisse etwa hinsichtlich der Einzelvorgänge des Stoffwechsels von einer Erkenntnis der Ordnung desselben noch weit entfernt sind (vgl. S. 195 Anm.), ja bezweifelt, ob wir je zu einer solchen gelangen können, so ist das wohl der beste Beweis dafür, daß die Einsicht in die Einzelvorgänge auf dem Wege der Kausalanalyse nicht zureicht, sondern daß neben ihr eine ganzheitliche Theorie erforderlich ist, die — ohne sich im mindesten mit der ersteren in Gegensatz zu stellen — das Problem von der anderen Seite anpackt.

Mit besonderer Freude registrieren wir einen soeben erschienenen Artikel des ausgezeichneten Cambridger Biochemikers J. Needham (*Thoughts on the Problem of Biological Organisation.* Scientia 26, 1932), deshalb, weil sein Autor früher als scharfer Gegner aller „organismischen" und „ganzheitlichen" Einstellungen in der Biologie erscheinen mochte, während seine jüngste Veröffentlichung so sehr mit unseren Auffassungen kongruiert, daß wir sie am liebsten wörtlich wiedergeben möchten. Die Physik besaß, wie Needham betont, stets ihre theoretischen und mathematischen Physiker ebenso wie die Laboratoriumsarbeiter, und eben dieser freien Anerkennung des Wertes rein theoretischen Denkens ist vielleicht

z. T. ihr großer Fortschritt in der Gegenwart zu verdanken. In der Biologie hingegen wurde alle Betonung auf die Freilandbeobachtung und das Experiment gelegt und die Legitimität „theoretischer Biologen" stillschweigend geleugnet. „Es ist aber äußerst wichtig, sich klar zu werden, daß wir heute theoretische Biologie mindestens ebensosehr benötigen wie die mehr praktischen Arbeiten der Experimentalforscher und daß ohne sie der Aufbau der Biologie ein bloßer Haufen von ad hoc-Hypothesen bleiben wird. Während allerdings die Tatsachen die letzte Instanz bei jeder wissenschaftlichen Diskussion sind, ist doch die Zahl wissenschaftlicher Arbeiter so sehr angewachsen, daß Gefahr besteht, daß wir schließlich so beschäftigt mit der Ansammlung neuer Tatsachen sind, daß uns überhaupt keine Zeit bleibt, irgendwelche Gedanken jenen zu widmen, die wir bereits besitzen. Die reifere Betrachtung der bereits vorhandenen Tatsachen ist gegenwärtig mindestens ebenso wichtig wie die Auffindung neuer Tatsachen." Alles theoretische Denken in der Biologie aber kreist um das Problem der Organisation, das ernst genommen werden muß. Während es jedoch für Haldane eine zureichende Erklärung einer biologischen Tatsache schien, sie der Organisation des fraglichen Systems zuzuschreiben, erscheint es im Gegensatz für die organismische Biologie Bertalanffys und Woodgers notwendig, zu erforschen, worin die Organisation besteht. „Organisation" ist nicht eine Erklärung für irgendetwas, sondern vielmehr das faszinierendste und schwierigste Problem der Biologie. Darum hat die Annahme der Organisation als des Zentralproblems der Biologie nichts zu schaffen mit Vitalismus. An Hand verschiedener interessanter Beispiele aus der Biochemie führt Needham die Bedeutung des Organisationsproblems aus. „Was auch die Natur der organisierenden Beziehungen sein mag, sie bilden das Zentralrätsel der Biologie, und die Biologie wird in Zukunft nur fruchtbar sein, wenn dies anerkannt wird. Die Hierarchie von Beziehungen, von der molekularen Struktur der Kohlenstoffverbindungen bis zum Gleichgewicht der Arten in ökologischen Ganzheiten, wird vielleicht die Leitidee der Zukunft sein". Mit Genugtuung haben wir diese Ausführungen des englischen Forschers gelesen, deren letzter Satz nichts anderes als ein Programm dessen ist, was wir — soweit es unsere heutigen Kenntnisse gestatten — ausgearbeitet hatten, lange bevor diese Zustimmung veröffentlicht wurde. Die Einwendungen, die wir gegen frühere Einstellungen Needhams vorzubringen hatten (und die im vorliegenden Buche bereits gedruckt waren, ehe uns der besprochene Aufsatz zukam), sind durch diese neueste Publikation gegenstandslos geworden.

Der Jenenser Botaniker E. Bünning kritisiert in seinem Buche *„Mechanismus, Vitalismus und Teleologie"* (1932) vorwiegend die von uns vertretene Anschauung. Was er aber als positive Anschauung entwickelt, das ist im wesentlichen eine Auffassung, die wir (als B. 2) bereits in unserem Schema der möglichen Einstellungen (S. 46f.) vorgesehen hatten. Bünnings Ausführungen kranken vor allem daran, daß auch bei ihm die verschiedenen Bedeutungen des Wortes „Mechanismus" ununterschieden durcheinandergehen. Jedenfalls betont auch er: „Besondere biologische Gesetze sollten für jeden Biologen eine Selbstverständlichkeit sein." Stellung nehmen müssen wir lediglich dagegen, daß er die von uns formulierte Forderung: „Diese Geordnetheit der Lebensvorgänge ist keine vitalistische Hypothese, sondern eine einfache Tatsache, die uns

das Recht gibt und die Pflicht auferlegt, nach einer Erklärung für sie zu suchen", gewissermaßen als Selbstverständlichkeit hinstellt. Wäre diese Fragestellung in der Biologie selbstverständlich gewesen, dann ist schwer einzusehen, warum wir bei aller unserer großen Tatsachenkenntnis solche „spezifisch biologischen Gesetze" erst ganz vereinzelt kennen. Gewiß hat Bünning Recht, daß mit dem Hinweis auf solche Gesetze die Frage, ob sie auf allgemeine physikalische Gesetze zurückgeführt werden können oder nicht (der sog. „Mechanismus-Vitalismus-Streit", der freilich damit noch keineswegs reinlich definiert ist: denn „Nichtzurückführbarkeit der biologischen Gesetze" bedeutet keineswegs das gleiche wie: „Eingreifen vitalistischer Faktoren") noch nicht entschieden ist; aber es ist offenbar sinnlos, eine Entscheidung über die physikalischen Reduktionsmöglichkeiten jener Gesetze abgeben zu wollen, so lange wir dieselben überhaupt noch nicht besitzen; und so ist es gerade der Sinn der „organismischen" Auffassung, das theoretisch-biologische Denken von jenem Streit um des Kaisers Bart ab- und dem unendlich dringenderen Problem zuzuwenden, mit der Aufstellung der biologischen Gesetze einmal Ernst zu machen. Das Forschungsprogramm ist uns wichtiger als trügerische „letzte Entscheidungen". Als „mechanistisch" ist die organismische Biologie jedenfalls in dem Sinn zu bezeichnen, den der Psycholog Koffka gegenüber Maschinentheorie und Vitalismus treffend zum Ausdruck brachte: „Statt dessen ist sie bemüht, alles organische Geschehen aus der spontanen Gruppierung der im System auftretenden Kräfte zu erklären."

Diese willkürlich herausgegriffenen und leicht zu vermehrenden Beispiele zeigen wohl mit aller Deutlichkeit das Vordringen „organismischer" Auffassungen (ob unter diesem oder einem anderen Namen). Wir glauben darum, daß unsere Grundeinstellung (wenn auch natürlich im einzelnen Diskussionen möglich und vor allem weitere Entwicklungen notwendig sind) im Ganzen nicht als eine persönliche und subjektive, sondern als das brauchbare Fundament eines allgemein akzeptablen Systems der Biologie angesehen werden darf. In dem vorliegenden Buche wird diese Anschauung zum ersten Male in konsequenter Form entwickelt und auf alle einschlägigen Probleme angewendet.

Aus der doppelten Absicht des Buches, erstens eine Synopsis der theoretischen Resultate zu geben und zweitens, diese unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zu versuchen, ergibt sich, daß viele Teile des Buches referierenden Charakter tragen, während andererseits allenthalben der Standpunkt des Autors zutage tritt. Wir sehen keine Möglichkeit, diesem notwendigen Antagonismus zu entgehen. Wenn das Werk in vielen Beziehungen mehr den Charakter eines Referats heterogener Dinge als den einer einheitlichen Theorie zeigt, so spiegelt es eben den gegenwärtigen Zustand unseres Wissens wider. Andererseits aber haben wir, soweit es heute möglich ist, eine theoretische Synthese angestrebt, und es dürfte ein Beweis für die Brauchbarkeit unserer Grundeinstellung als einer Arbeitshypothese sein, daß sich aus dieser Beleuchtung eine große Zahl neuer Fragestellungen sowohl für das Experiment als auch für das theoretische Denken ergibt.

Das Ziel der Darstellung will selbstverständlich nicht eine mehr oder weniger vollständige Wiedergabe der Forschungen auf den besprochenen Gebieten sein, zu welchem Zwecke ja eine Fülle ausgezeichneter Monographien aus der Feder der berufensten Forscher zur Verfügung stehen.

Für uns konnte es sich nur darum handeln, die theoretisch wichtigen Gesichtspunkte an wenigen experimentellen Beispielen klarzumachen. Dies Moment möge der Leser berücksichtigen, wenn er ihm wichtig erscheinende Resultate nicht vorfinden sollte. Nicht die Sammlung, sondern die Auswahl des Materials bereitete uns die größte Schwierigkeit. Bei einer so verschiedenartige Gebiete umfassenden Darstellung sind natürlich auch bei größter Gewissenhaftigkeit Lücken und Mängel kaum zu vermeiden; wir werden selbstverständlich dankbar sein, auf solche aufmerksam gemacht zu werden. Der auf den ersten Blick vielleicht befremdliche Verzicht auf Illustrationen erklärt sich aus unseren theoretischen Absichten.

Einer Motivierung bedarf noch die Angabe der Literatur, die bis etwa Anfang 1932 herangezogen wurde. An irgendeine Art von Vollständigkeit war bei dem Charakter des Werkes von vornherein nicht zu denken — zählen doch die Arbeiten in jedem der von uns behandelten Spezialgebiete nach Hunderten. Unsere Maxime konnte nur die möglichster praktischer Brauchbarkeit sein. So haben wir zu den einzelnen Gebieten zunächst eine Reihe monographischer Darstellungen, und dann eine begrenzte Auswahl uns theoretisch besonders wichtig erscheinender neuer Arbeiten angegeben, welche Auswahl aber keineswegs ein Werturteil über hier nicht angeführte Arbeiten bedeutet. Die Zitate der älteren, im Text erwähnten Arbeiten können mühelos in den monographischen Darstellungen nachgeschlagen werden. Immerhin ist die Literaturliste so reichlich bemessen, daß auch auf Grund derselben ein weiteres Eindringen in ein dem Leser ferner liegendes Gebiet möglich sein dürfte. Bei der Abfassung wurden natürlich die üblichen Monographien der Einzelgebiete vielfach herangezogen; es bedarf aber keiner Erwähnung, daß auf allen Gebieten in weitem Ausmaße auf die Originalarbeiten zurückgegriffen wurde.

Der zweite Band des Werkes wird die Probleme des Lebenszyklus, des Stoff- und Kraftwechsels, der Reizerscheinungen, Vererbung, Phylogenie behandeln und damit die Darstellung der theoretischen Biologie abschließen.

Beim Abschluß des Werkes haben wir unseren Dank zu sagen für die Förderung, welche demselben zuteil wurde. Zu tiefem und größtem Dank verpflichtet bin ich der Österreichisch-Deutschen Wissenschaftshilfe (Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft), welche durch eine mir gewährte Forschungsunterstützung die Abfassung des Werkes ermöglichte, und zugleich einem großen Toten, ihrem österreichischen Vorsitzenden Hofrat Prof. Dr. R. Wettstein, der sein Interesse wohlwollend diesem Werke zuwendete.

Weiter danke ich dem Inhaber des Verlages Gebrüder Borntraeger, Herrn Dr. Thost, für seine weit über die Pflichten des Verlegers gegenüber dem Autor hinausgehende Liebenswürdigkeit, mit der er mir in allen dies Werk betreffenden Beziehungen entgegenkam. Wissenschaftliche Freunde haben mich durch Kritik, Diskussion und Anregung unterstützt, wofür auch ihnen gedankt sei. Und schließlich gebührt Dank meiner treuen Mitarbeiterin, meiner Frau, für ihre unermüdliche Hilfe bei der Arbeit an diesem Werke.

Wien, im September 1932

Ludwig v. Bertalanffy

Inhalt

Seite

Vorwort III

Einleitung 1

Erstes Kapitel: Logik und Methodologie 6

1. Die Aufgabe der theoretischen Biologie 6
2. Definition der Biologie 8
3. Das System der Biologie 9
4. Methodik der theoretischen Biologie 26
5. Die Notwendigkeit der theoretischen Biologie 30

Zweites Kapitel: Grundlagen der organismischen Theorie 36

1. Einleitung 36
2. Begriffsklärung 37
3. Kritik des (älteren) Mechanismus 47
   a) Die summative Betrachtungsweise 47
   b) Die Selbstwidersprüche im Mechanismus 53
   c) Der Organismus als Maschine 55
   d) Die Selektionstheorie 58
   e) Der historische Charakter des Lebens 61
   f) Zusammenfassung 64
4. Kritik des Vitalismus 65
   a) Entelechie- und Dominantenlehre 65
   b) Der Psychismus 70
   c) Körper und Seele 73
   d) Vitalismus und Naturgesetzlichkeit 77
5. Organismische Biologie 80
   a) Die Überwindung des Mechanismus-Vitalismus-Streites . . . 80
   b) Das Leben als Systemeigenschaft 81
   c) Verwandte Auffassungen 87
   d) Gestalttheorie und Organizismus 90
   e) Kritik der Gestalttheorie 95
   f) Wesen und Umfang der organischen Systemgesetzlichkeit . . 99
   g) Das Weltbild der modernen Physik und die Biologie 102
   h) Endgültige Formulierung der organismischen Forderung . . . 111
   i) Biologische Grundprinzipien 116
   k) Die Bedeutung der organismischen Auffassung 120

Drittes Kapitel: Physikalisch-chemische Grundlagen 123

A. Biochemie 123

1. Einleitung 123
2. Biochemische Grundlagen 125
3. Leben und Tod 130
4. Die chemische Individualität 132

Seite

B. Physikalische Chemie 134
5. Das Protoplasma als kolloidales System 134
6. Die Wasserstoffionenkonzentration 142
7. Die Bedeutung der Elektrolyte 147
8. Der Ionenantagonismus 151
a) Einige Beispiele des Ionenantagonismus 151
b) Klärung der Begriffe 153
c) Kolloidmodelle des Ionenantagonismus 156
d) Zur Theorie des Ionenantagonismus 158
9. Osmose 159
10. Das Permeabilitätsproblem 163
a) Vorbemerkungen 163
b) Die Lipoidtheorie 165
c) Die Siebtheorie 167
d) Die Mosaiktheorie 168
e) Die Adsorptionstheorie 168
f) Die Reaktionstheorie 169
g) Die Kolloidtheorie 169
h) Die Ladungstheorie 170
i) Die Theorie der irreziproken Permeabilität 171
k) Die Theorie der physiologischen Permeabilität 172
l) Die Systemtheorie 175
11. Umrisse der Bioelektrik 178
a) Elektrische Ströme im Organismus 178
b) Die bioelektrischen Potentiale 178
c) Elektrobiologie 181
C. Energetik 182
12. Leben und Energetik 182
13. Das chemische Gleichgewicht und seine Anwendungen in der Physiologie 185
a) Zur Kinetik der Fermentreaktionen 187
14. Die Zustandsform des Organismus 190
a) Der Organismus als Gleichgewichtssystem 190
b) Das dynamische Gleichgewicht; der stationäre Zustand . . . 191
c) Analyse des dynamischen Gleichgewichts 195
d) Polyphasische Prozesse; Irreversibilität 201

Viertes Kapitel: Der Aufbau des Lebendigen 206
1. Einleitung 206
2. Der Zellkern 209
a) Das Vorhandensein des Kernes 209
b) Chemie des Kernes 210
c) Kolloidchemie des Kernes 210
d) Morphologie des Kernes 212
e) Physiologie des Kernes 212
3. Die mikroskopischen Strukturen des Zytoplasmas 215
a) Zentralapparat 215
b) Mitochondrien 216
c) Golgi-Apparat 217
d) Vakuom 218
e) Plastiden 218

Seite

f) Osmiophile Plättchen 218
g) Metaplastische Gebilde 219
h) Ergastische Gebilde 219
4. Die Mitose 219
a) Einteilungsprobleme 220
b) Prophase 221
c) Metaphase 226
d) Anaphase 227
e) Telophase 229
f) Zellteilung 229
g) Protistenmitose 230
h) Amitose 230
i) Die Ätiologie der Mitose 231
5. Beziehungen zwischen Kern und Plasma 236
6. Das „kleinste Leben“ 237
7. Die Organisation des Plasmas und die dynamische Auffassung des Organismus 240
8. Die Zellentheorie 250
a) Formulierung und physiologische Gesichtspunkte 250
b) Einzeller und Vielzeller 253
c) Symplasmen 254
d) Grundsubstanz 257
9. Heidenhains synthetische Theorie 261
10. Woodgers logistische Theorie der Organisation 263
11. Der Begriff des Individuums 269
12. Höhere Organisationen 274

Fünftes Kapitel: Entwicklung 284
1. Einleitung 284
2. Entwicklungserregung 286
3. Gestaltung 288
4. Segregation 290
a) Mosaik- und Regulationseier 291
b) Die Organisatoren und die Rolle der Induktion 293
c) Die Organanlagen 296
5. Differenzierung 300
6. Wachstum 305
7. Polarität und Symmetrie 308
8. Regeneration 312
9. Spätere Entwicklung 317
10. Die Theorien 320
11. Allgemeine Schlußfolgerungen 328

Literaturverzeichnis 332

Einleitung

Es ist eine wohl ziemlich allgemein anerkannte Tatsache, daß die Biologie sich gegenwärtig in einem kritischen Zustand befindet. Bis etwa zur Jahrhundertwende glaubte man, im Darwinismus die prinzipielle Lösung aller biologischen Rätsel zu besitzen. Seitdem man sich von kühnen Stammbaumkonstruktionen zu experimenteller Detailforschung wandte, zeigte sich erst die volle Schwierigkeit des Problems; gerade die letztere führte zunächst — in der Entwicklungsmechanik — zu neuem Auftreten des Vitalismus, und seither zu jener Fülle von Einstellungen und Auffassungen, welche dem gegenwärtigen Theoretisieren in der Biologie die Marke verleihen. Unsere Tatsachenkenntnis über das Lebendige ist freilich enorm und wächst fast stündlich. Wissenschaften wie die physikalische Chemie der Zelle, die Entwicklungsmechanik, die Genetik, haben in wenigen Jahrzehnten eine Feinheit der Methodik erreicht, welche den Vergleich mit den Methoden der anorganischen Wissenschaften nicht zu scheuen braucht, und haben uns eine kaum mehr zu überblickende Menge von experimentellen Ergebnissen beschert. Wir finden jedoch, daß wir auf biologischem Gebiete nur in seltenen Fällen — wie etwa in der Vererbungslehre — die Gesetzlichkeit des Verhaltens unserer Objekte in strenger Form auszusprechen in der Lage sind. Wohl hat die physikochemische Erforschung des Lebensgeschehens von Harveys grundlegender Entdeckung des Blutkreislaufes bis zu den modernen Ergebnissen der biologischen Kolloid-, Ionen- und Enzymchemie zu einer ununterbrochenen Kette großartiger Forschungen geführt; dennoch verstummt die Meinung nicht, daß sie die eigentlich biologischen Probleme und Gesetze noch kaum berührte. Wir finden weiter, daß die einzelnen Gebiete der Biologie vielfach ohne innigeren Zusammenhang nebeneinander stehen, daß die Begriffe, welche in den einzelnen Forschungszweigen angewendet werden, gegeneinander durchaus kontingent sind, ja, daß gelegentlich das, was der Forscher des einen Gebietes mit Sicherheit anzunehmen sich berechtigt glaubt, in direktem Gegensatz steht zu den Anforderungen und Schlußfolgerungen eines Nachbargebietes. Zugleich Ursache und Folge dieses Zustandes ist, daß die Meinungen gerade über die allgemeinsten Fragen in der Biologie am weitesten auseinandergehen. Über die allgemeinsten Grundeinstellungen zu den biologischen Problemen, wie sie in den Ausdrücken Mechanismus, Vitalismus, Selektion, Ganzheit, Teleologie u. s. f. zusammengefaßt erscheinen, sind endlose Diskussionen geführt worden, ohne daß sie im wesentlichen ein anderes Resultat ergeben hätten, als daß auch heute noch fast jeder Forscher seine mehr oder weniger scharf

präzisierte Privatmeinung hat, die mehr als durch sachliche, der Wissenschaft der Biologie angehörige Gründe, durch außerwissenschaftliche, weltanschauliche, philosophische, gefühls- und willensmäßige Motive bestimmt wird. Daß dabei jeder Teil überzeugt ist, selbst die wissenschaftlichen Beweise seiner Anschauung zu besitzen, während er seine Gegner als Opfer von Vorurteilen, Dogmatismen, schlechter Philosophie und ähnlichen subjektiven Faktoren betrachtet, verleiht jenen Anschauungen zwar um so größere persönliche Hartnäckigkeit, macht jedoch eine Synthese der Gegensätze zu einer allgemein akzeptablen Lehre nur noch schwieriger.

Zu einem großen Teil ist dieser Zustand durch den Mangel historischer Kontinuität in der Biologie verschuldet. Wenn wir z. B. die Physik betrachten, so hat diese — worauf noch hinzuweisen — soeben die durchgreifendste Umgestaltung von jahrhundertelang als felsenfest betrachteten Theorien und Begriffen durchgemacht. Diese große Umgestaltung war jedoch keineswegs jener „Untergang" der Wissenschaft, den man in ihr vermutete; nichts Lebensfähiges ging dabei verloren. Die Newtonsche Mechanik ist auch heute nicht „falsch", sie erscheint bloß als ein Spezialfall innerhalb der umfassenderen Gesetzlichkeit der Relativitätstheorie. Von der statistischen Behandlung des zweiten Hauptsatzes noch innerhalb der klassischen Auffassungsweise zur Erweiterung des statistischen Prinzips auf alle Naturgesetzlichkeit geht ein durchaus kontinuierlicher Entwicklungsweg (vgl. Reichenbach, 1930). Diese Kontinuität der Entwicklung vermissen wir leider in jener der biologischen Theorie. Es genügt, an bekannte Dilemmata, wie Mechanismus und Vitalismus, Darwinismus und Lamarckismus, Deszendenz- und Konstanzlehre, Kausalität und Teleologie morphologische und physiologische Betrachtungsweise zu erinnern, um zu erkennen, daß in der Biologie, dieser „Wissenschaft der Antithesen" (Woodger, 1929), gewöhnlich nicht einseitige und unvollkommene Anschauungen zu einer Synthese vereinigt und fortentwickelt wurden, sondern daß man meist an die Stelle der einen, unvollkommenen Theorie eine andere, nicht weniger unvollkommene setzte. Deshalb kamen auch solche Theorien zu späterem Zeitpunkt, wenn sich die Unzulänglichkeit der entgegengesetzten Auffassungen herausstellte, als sonderbare Revenants wieder — man denke etwa an die vier- oder fünfmalige Vitalismuswelle seit Aristoteles, oder an den heute modernen Ruf: zurück zur idealistischen Morphologie.

Mit großem und berechtigtem Mißtrauen tritt der biologische Empiriker an alle „Theorie" heran. Mögen alle diese theoretischen Konstruktionen mehr oder weniger brüchig sein, so ist etwa seine Meinung, mögen sie zusammenstürzen — die wahre Wissenschaft besteht doch nur in der Erkenntnis der Tatsachen, und daß diese fortwährend wächst, muß jedermann zugeben. Dennoch ist diese Einstellung nicht gerechtfertigt. Der Empiriker vergißt, daß eine noch so große Fülle gesammelter Tatsachen ebensowenig eine Wissenschaft darstellt, als ein Haufen Ziegelsteine ein Haus. Nur dadurch, daß die Fülle der Tatsachen geordnet, in ein System gebracht, großen Prinzipien und Gesetzen unterworfen ist, wird aus einem Haufen von Kenntnissen eine Wissenschaft. Und zweitens

vergißt der Empiriker, daß eine empirische Wissenschaft, vor allem ein fruchtbarer Experimentalbetrieb, gar nicht anders möglich ist, als auf der Basis theoretischer Voraussetzungen. Wie SCHAXEL in seinem grundlegenden Werke sagt: „Der Empiriker bewegt sich mit großer Zurückhaltung zwischen ausgesprochenen Ansichten. Er will unbefangen scheinen und steht doch in Abhängigkeit von übernommenen Ideen, die er bestenfalls mittelbar und darum nur abgeschwächt kennt" (1922, S. 5).

So kann also die Auflösung des heutigen, kritischen Zustandes der Biologie nur von einer theoretischen Klärung derselben erhofft werden. Theoretisches Denken muß als ein notwendiges Ingrediens der Wissenschaft anerkannt werden — was in der Biologie freilich bis heute selten, in der ihr als Muster geltenden Physik aber allgemein und seit jeher der Fall ist.

Die Abneigung des biologischen Forschers gegen die „Theorie" ist freilich unschwer verständlich. Was man bisher als „theoretische Biologie" bezeichnete, das war zu einem großen Teil nicht eine naturwissenschaftliche Hypothesen- und Theorienbildung, sondern Naturphilosophie, Erkenntnistheorie, Metaphysik, also Dinge, die dem Forscher als eine Ablenkung von seiner Aufgabe, Geschehnisse in der Natur und ihre Gesetzlichkeit zu erkennen, erscheinen. Ein gutes Beispiel dafür geben jene Werke, die sich ausdrücklich als „Theoretische Biologie" deklarierten (REINKE, 1912; v. UEXKÜLL, 1928; EHRENBERG, 1923). Wir wünschen die Bedeutung dieser in vieler Hinsicht verdienstvollen Werke in keiner Weise zu verkleinern; jedoch schon flüchtiges Durchblättern lehrt, daß etwa das Werk von REINKE zum größten Teil die Ausführung einer vitalistischen Naturphilosophie und Metaphysik bedeutet. Ähnlich ist auch v. UEXKÜLLS Werk zu einem großen Teile von rein philosophischen Erwägungen — vor allem einer Neufassung der KANTschen Raum-Zeitlehre — ausgefüllt, und nicht von solchen Theorien, wie sie der Naturforscher zur Erklärung von Erscheinungen anzuwenden gewohnt ist. Das Werk von EHRENBERG trägt freilich einen anderen Charakter; er versucht, aus einem allgemeinsten Prinzip („von der Notwendigkeit des Todes") die Einzelerscheinungen des Lebens abzuleiten. Aber auch diese theoretische Biologie ist nicht sowohl der Versuch einer planmäßigen Zusammenfassung und Einordnung des heutigen theoretischen Wissens in ein System, als die Anwendung eines brillanten, aber doch auch recht anfechtbaren Aperçus. Wenn also eine „theoretische Biologie" auf die konkrete, biologische Forschung Einfluß zu nehmen beabsichtigt, dann wird ihre erste Maxime sein müssen, nicht eine Philosophie überhaupt, ja nicht einmal eine Philosophie des Lebens zu sein, sondern in dem Aufgabenkreise des Naturforschers zu verbleiben; und zweitens wird sie versuchen müssen, zu einer Vereinheitlichung der vorliegenden Theorienbildung in der Biologie zu gelangen. Daß hierbei Erkenntnistheorie und Methodologie nicht nur nicht entbehrt werden können, sondern eine sehr wichtige Rolle spielen, wird uns im Laufe unserer Untersuchung immer klarer werden; aber sie kommen nur insoweit in Betracht, als zur Klärung der biologischen Denkmethoden notwendig ist; die theoretische Biologie hat nur die logischen Hilfsmittel zur Verarbeitung biologischer Tatsachenerkenntnis zu prüfen.

Selbstverständlich kann die „Krisis der Biologie" nicht als ein isoliertes Phänomen betrachtet werden; sie ist tief eingebettet in die geistigen Umwandlungen unserer Zeit des Unterganges alter Denkformen und Theorien und des Überganges zu neuen Anschauungen und Einsichten. Es ist hier nicht der Ort, auf diese Umgestaltungen anders als durch Schlagworte hinzuweisen. Denken wir nur an die Revolutionen in der Mathematik durch die nichteuklidischen Geometrien und die Mengenlehre, in der Physik durch Relativitäts- und Quantentheorie, in der Psychologie durch Denk- und Gestaltspsychologie und Behaviorismus (vgl. BÜHLER, 1926). Im Gegensatz zu Prophezeiungen des Unterganges der Wissenschaft glauben wir jene Entwicklungen heute schon so weit zu übersehen, daß gerade aus jener Krisis, in welcher freilich bisherige Theorien und Denkformen zerbrochen wurden, die Wissenschaft in einer neuen und vollkommeneren Form hervorgehen werde. Die Physik, die mit ihren revolutionären Vorstellungen in erster Linie die Untergangsprophezeiungen veranlaßte, hat eben dadurch in wenigen Jahren einen Entwicklungsweg durchmessen, wie sonst kaum in Jahrhunderten; ist aus ihnen in einer Vereinheitlichung des Weltbildes hervorgegangen, die uns mit Entzücken und ehrfürchtigem Staunen erfüllt. Wenn nicht alles trügt, so ist auch in der wissenschaftlich orientierten Erkenntnistheorie die Zeit gekommen, wo aus dem Gewirr der Lehrmeinungen unzähliger „Schulen" eine einheitliche Lehre sich entwickelt. Und es hat den Anschein, als stünden wir auch in der Biologie an dem Punkte, wo aus dem einstigen „Streit der Meinungen" (DINGLER, 1926) eine Synthese sich langsam zu entwickeln beginnt, in welcher die einst schroffen Gegensätze der einzelnen nur mehr Schattierungen und Ausdrucksformen einer gemeinsamen Grundeinstellung sein werden. Eben darin liegt die Rechtfertigung, daß wir heute den Versuch wagen, den theoretischen Gehalt unserer Wissenschaft in einen systematischen Ausdruck zu bringen.

Und gerade die Biologie ist heute ein Zentrum geworden, in welchem die geistigen Strömungen unserer Tage zusammenlaufen (vgl. BERTALANFFY, 1930). Denken wir bloß daran, wie weitreichende politische Folgerungen sich an Theorien wie die Genetik oder den Lamarckismus — auf der einen Seite Rassenhygiene und Eugenik, auf der andern die Rechtfertigung sozialistischer Forderungen — knüpfen; wie auf den Begriff des Lebens, diesen „heimlichen König unserer Epoche" (SIMMEL, 1926) sich eine freilich nicht durchwegs erfreuliche „Lebensphilosophie" (vgl. RICKERT, 1920) aufbaute; welche ethischen Folgerungen sich aus Mechanismus, Utilität und Selektion ergeben, und wie andererseits vom Vitalismus leicht der Weg zum Mystizismus, Okkultismus, Spiritismus und ähnlichen unerquicklichen Zeiterscheinungen führt. All das zeigt, daß die theoretischen Probleme der Biologie nicht akademische Fragen sind, sondern unsere Zeit bis ins Innerste berühren und daß die Klärung derselben auch ein gut Teil beitragen kann und muß zu einer erfreulicheren Gestaltung des modernen Geisteslebens. Die Bedeutung der biologischen Probleme geht aber weit tiefer als in jene populären und allzu populären Auswirkungen. Es bedarf keiner Ausführung, daß die Biologie am entscheidenden Knoten-

punkt der Wissenschaft steht. Wie sie einerseits zur Physik und Chemie die innigsten Beziehungen hat, so andererseits zur Psychologie und Soziologie. Das gilt nicht nur in einem äußerlichen, sondern auch in einem tief innerlichen Sinn. Wenn es überhaupt gestattet ist, für alle jene vielgestaltigen und in ihren Motiven äußerst divergierenden Entwicklungen in den einzelnen Wissenschaften — nein, nicht nur in den Wissenschaften, sondern in der Weltanschauung überhaupt und in deren praktischer und politischer Auswirkung — einen gemeinsamen Grundzug anzugeben, so darf dieser am ehesten in dem Auftreten organismischer oder ganzheitlicher Einstellungen auf allen Geistesgebieten erblickt werden. Das Weltbild des 19. Jahrhunderts war jenes, das man mit einem ziemlich schlechten Ausdruck das „mechanistische" nannte. Als die letzte Wirklichkeit schwebten die Atome im leeren Raum. Aus den Lagen und Geschwindigkeiten der einzelnen Massenpunkte zu einer beliebigen Zeit vermochte der Laplacesche Geist alle Vergangenheit und Zukunft des Universums zu berechnen. Materialismus, Determinismus und Atomismus waren die Grundpfeiler des naturwissenschaftlichen Weltbildes. Es ist allbekannt, wie sich dieses auf den Einzelgebieten auswirkte: in der klassischen Mechanik, der Assoziationspsychologie, der biologischen Zellentheorie und dem Darwinschen Lebenskampfe der Individuen, der wieder auf atomistischen Vorstellungen der Soziologie, der freien Konkurrenz der Manchesterleute basierte. Der einstige Geschichtsschreiber der Wissenschaft des 20. Jahrhunderts wird vielleicht als deren wesentliches Moment die Entthronung jener Trinität des „mechanistischen Weltbildes" betrachten dürfen. Die neue Physik hat den Materialismus und Determinismus der klassischen Mechanik erschüttert, ja, sie rührt sogar an den einstigen Grundsatz der summativen Natur des physikalischen Geschehens, indem ganzheitliche Vorstellungen in ihr auftauchen. In der Psychologie ringt die Gestaltslehre nach ganzheitlichen Auffassungen. Soziologie und Politik wollen über den Atomismus der widerstrebenden Einzelindividuen hinaus. Diese Wandlungen lassen es verständlich erscheinen, warum die Wissenschaft vom Ganzheitlichen und Organismischen par excellence, die Biologie, heute eine Rolle in unserm Weltbild zu spielen berufen ist wie nie zuvor. Theoretische Klärung muß sie dazu befähigt machen, diesen Anforderungen zu entsprechen.

Erstes Kapitel

Logik und Methodologie

1. Die Aufgaben der theoretischen Biologie

Soll die Biologie aus der Krisis ihrer Grundlagen einerseits, aus der Anhäufung unverbundenen Tatsachenmaterials andererseits als eine kritisch gereinigte, exakte Wissenschaft hervorgehen, so ist die Errichtung einer gesicherten, theoretischen Biologie notwendig. Wenn wir unser Gebiet definieren, so stellen wir fest, daß man unter „theoretischer Biologie" zwei verschiedene, freilich nicht vollständig zu trennende Erkenntnisgebiete zu verstehen habe.

Theoretische Biologie im ersten Sinn ist Erkenntnistheorie und Methodologie der Lebenswissenschaft. Sie stellt die Grundlagen der Erkenntnis in der Biologie fest und bildet so einerseits eine Abzweigung der allgemeinen Logik und Wissenschaftslehre, wie sie andererseits häufig auch für die biologische Forschung wichtig ist. Die Klärung erkenntnistheoretischer Probleme, z. B. desjenigen der Teleologie, des Verhältnisses von Empirie und Theorie, der Bedeutung des Experiments in der Biologie u. s. f. kann von ausschlaggebender Bedeutung für die ganze Arbeitsrichtung in der Lebenswissenschaft sein. Begriffliche und methodologische Kritik ist eines der wichtigsten Hilfsmittel der Beurteilung biologischer Theorien.

Der zweite Sinn der theoretischen Biologie aber ist der einer Naturwissenschaft, die sich zur beschreibenden und experimentellen Biologie ungefähr ebenso verhält wie die theoretische Physik zur Experimentalphysik. Das ist die Aufgabe einer Theorie der Einzelgebiete der Lebenserscheinungen, der Entwicklung, des Metabolismus, des Verhaltens, der Vererbung u. s. f. und letzter Linie einer „Theorie des Lebens" in eben dem Sinne, wie es eine „Wärmetheorie", „Lichttheorie" u. s. f. gibt.

Da einerseits erkenntnistheoretische Aufgaben eine Wissenschaft ausfüllen, die man als theoretische Biologie „ersten Sinnes" bezeichnen kann, da ferner das, was man bisnun „theoretische Biologie" nannte, zum großen Teil aus philosophischen Spekulationen bestanden hat, so ist eine Klarstellung der Beziehungen der theoretischen Biologie zur Philosophie notwendig. Wie erwähnt, ist theoretische Biologie („zweiten Sinnes") genau so eine Naturwissenschaft wie etwa die theoretische Physik; d. h. sie beschäftigt sich ausschließlich mit der exakten Verarbeitung von Tatsachen und hat keinen Raum für darüber hinausgehende Spekulationen. Dies Moment ist mit Entschiedenheit zu betonen, weil sich oftmals in der Biologie Stimmen regten und noch regen, welche theoretische Biologie

als „bloß philosophisch", „spekulativ" ablehnen und für überflüssig erklären. So berechtigt derartige Bedenken gegenüber vielen „theoretischen" Versuchen in der Biologie sind, die allerdings zum großen Teil metaphysischen und spekulativen Charakter tragen und nicht den einer naturwissenschaftlich verwertbaren Theorienbildung — so unberechtigt ist dieser Einwand gegenüber der theoretischen Biologie als einem in seiner zu fordernden Ausbildung durchaus legitimen Zweig der Naturwissenschaft. Es ist hier zu erwähnen, daß gerade jene, die am heftigsten alle „Theorie" in der Biologie ablehnen, häufig am stärksten im Banne schon gar nicht mehr als solcher empfundener Theorie, ja Metaphysik sind[1]). Mechanismus oder Selektion etwa sind — weit über den Rahmen naturwissenschaftlicher Theorienbildung hinaus — sehr häufig zu einer Anschauung des „blinden Spiels der Atome" als „letzter Wirklichkeit" geworden, die nicht weniger eine (materialistische) Metaphysik ist, wie irgendein Vitalismus solchen Charakter trägt. Wir müssen notwendig erkennen: auf der einen Seite benötigen wir Erkenntnistheorie und Methodologie, die man üblicherweise „philosophisch" nennt; auf der andern Seite aber müssen wir uns hüten, unversehens unbewußte, populäre Metaphysik in die Wissenschaft eindringen zu lassen.

Mit obiger Unterscheidung ist nicht gesagt, daß theoretische Biologie ersten und zweiten Sinnes, biologische Erkenntnistheorie und Theorie des Lebens, beziehungslos nebeneinander stehen. Eine solche Auffassung würde das Wesen theoretischer Wissenschaft ziemlich verkennen. Man kann mit Recht in der modernen Entwicklung eine bedeutende Annäherung zwischen „Physik" und „Philosophie" erblicken, ja sagen, daß einst als rein „philosophisch" betrachtete Erkenntnisprobleme sich heute als physikalisch erforschbare, ja physikalisch weitgehend gelöste Realprobleme darstellen. Ebenso wie es etwa kaum mehr möglich ist, hinsichtlich der grundlegenden Fragen nach Raum und Zeit, Wirkung, Kausalität eine exakte Grenze zwischen physikalischer Theorienbildung und Erkenntnistheorie anzugeben, so ähnlich wird es auch in der Biologie liegen, deren allgemeinste Begriffe (vor allem der des „Organismus") einerseits logisch-erkenntnistheoretische Klärung erfordern, andererseits biologische Realprobleme darstellen. Wenn die Theorienbildung in den Spezialgebieten unabhängig von erkenntnistheoretischen Reflexionen, rein aus den durch die Tatsachen gestellten Forderungen, erfolgen kann und muß, so bedeuten die allgemeinsten naturwissenschaftlichen Voraussetzungen ein Gebiet, in welchem sich erkenntnistheoretische Untersuchung und einzelwissenschaftliches Studium kaum trennen läßt. Daß sich weiter ebenso wie an die grundlegenden Fragen der Physik auch an jene der Biologie, etwa Vitalismus oder Evolution, philosophische und weltanschauliche Probleme wichtigster Art anknüpfen, bedarf kaum einer Erwähnung[2]).

[1]) Ebenso witzig wie richtig sagt Meyer (1927, S. 48): „Jede naturwissenschaftliche Sonderforschung enthält bereits eine ganze Menge Philosophie, um so schlechtere gewöhnlich, je antiphilosophischer sich ihre Vertreter gebärden."

[2]) Zum Verhältnis der Naturwissenschaft und der Naturphilosophie vergleiche man die wunderbare Programmschrift Reichenbachs (1931); vgl. auch Frank (1932).

Wenn wir die in der Einleitung geschilderte Grundlagenkrisis der Biologie überwinden wollen, so benötigen wir dazu ebensowohl der theoretischen Biologie „ersten", wie „zweiten" Sinnes. Wir müssen uns zunächst über die Methodologie der Hauptgebiete der Biologie klar werden; in diesem Sinne vollziehen wir die Aufgabe der theoretischen Biologie „ersten Sinnes". Nach diesen Präliminarien aber werden wir zur theoretischen Biologie „zweiten Sinnes", zur Theorie der Lebenserscheinungen im allgemeinen und im besonderen übergehen.

2. Definition der Biologie

In dreifachem Sinne können wir von „Leben" sprechen. Wir blicken hinaus in die Welt um uns und gewahren in ihr, neben der großartigen Starrheit der Berge, dem Wellengekräusel des Meeres und der Gewässer, den Gestirnen am Himmel Gebilde in unermeßlich wechselnder Gestaltung, die wachsen, sich aus einfacheren zu komplizierteren Formen entwickeln, sich bewegen, neue Wesen ihrer Art erzeugen, und die wir „lebende Organismen" nennen. Kaum jemals wird uns unser Gefühl darüber im Unklaren lassen, ob ein Ding unserer Umwelt ein „lebender Organismus" oder ein „totes Naturding" sei. Wir blicken in uns selbst und finden einen ewig wechselnden Strom von Empfindungen, Gefühlen, Gedanken, Strebungen, den wir das „Erleben" unserer „Psyche" nennen. Wir finden endlich, daß die Schöpfungen unseres Geistes, in Gesellschaft, Wissenschaft, Kunst, Religion, ein Dasein gewinnen und eine Entwicklung zeigen, die in gewissem Sinne und bis zu einem gewissen Grade unabhängig ist von den menschlichen Individuen, die ursprünglich ihre Träger und Schöpfer gewesen sind. Die „Entwicklung des römischen Rechtes", die „Entwicklung der Atomtheorie von Demokrit zu Niels Bohr", die „Entwicklung der Musik von Palestrina bis Wagner" ist gewiß von einer Anzahl menschlicher Individuen getragen; aber sie scheint eine immanente Logik zu besitzen, die wir abgesondert von der kleinen Psyche und Psychologie ihrer Träger betrachten können und tatsächlich betrachten. Organisches, seelisches, geistiges Leben — das sind die drei Bedeutungen, in denen wir dies Wort verwenden können.

Biologie ist die Wissenschaft von den Organismen, von den „lebendigen" Naturdingen. Das „Erleben" der „Psychen" (was immer das sein mag) fällt der Wissenschaft der Psychologie, das „Geistesleben" den Kulturwissenschaften zu. Diese Sätze enthalten bereits ein Programm. Die Biologie deklariert sich damit als „Naturwissenschaft", d. h. als eine Wissenschaft von „Dingen", die wir vermittels der „Wahrnehmung" als „Objekte" der „Außenwelt" im „Raume" kennenlernen. Jeder der letzteren Begriffe mag für den Philosophen und Erkenntniskritiker ein Rätsel und Problem sein; uns genügt jedoch der naive Standpunkt, daß wir — abgesehen von abnormen Zuständen, Träumen, Halluzinationen — stets unterscheiden können zwischen „Objekten", die wir im „Raume" der Außenwelt „wahrnehmen" — Steinen, Käfern, Bäumen — und „Subjektivem" — Freude, Gedanken, Strebungen —, die

wir „in unserer Psyche" erleben. Mit den ersteren beschäftigt sich die Naturwissenschaft, mit dem letzteren die Psychologie. Von den „Objekten" ist die Erforschung der „unbelebten" die Aufgabe der physikalischen Wissenschaften, die der „lebenden Organismen" die Aufgabe der Biologie.

Wir erklären damit, daß wir biologisch nur zu tun haben wollen mit den Organismen, insofern sie uns als räumliche Dinge gegenübertreten. Es ist damit in keiner Weise geleugnet, daß diese „Dinge" „in sich" nicht ihre „Psyche" haben. Von einem Teil der lebenden Dinge — unseren Mitmenschen — wissen wir das (sofern wir nicht erkenntnistheoretisch angekränkelt sind) sogar mit voller Bestimmtheit; bei anderen — unserem Hunde oder Pferde — zweifeln wir kaum daran, und wir mögen billigerweise auch der Ameise und sogar der Amöbe ihr Endchen „Psyche" nicht abstreiten. Wir statuieren jedoch, daß sich die Biologie nur beschäftigen solle mit „Organismen", insoweit diese wahrgenommene oder wahrnehmbare „Objekte" unserer „Außenwelt" sind. Das ist kein Dogma, sondern eine Entscheidung über die Methode, der wir bis auf weiteres folgen wollen. Zunächst jedenfalls besteht eine Kluft zwischen dem, was als „Objekt" im „Raum" wahrgenommen wird und anderen aufgezeigt werden kann — auch unser Körper, auch das Gehirn mit allen Nerven gehört dazu — und dem, was jeder „in seiner Psyche" erlebt, was jedem „nur in sich selber" zugänglich ist und bei anderen nur irgendwie „erschlossen" wird. Allerdings regen sich heute noch Zweifel, ob die Erforschung des Lebendigen vollständig auf objektivem Bereiche verbleiben kann, oder ob sie genötigt ist, mit psychischen Faktoren zu rechnen. Wir werden diese Frage in späterem Zusammenhang eingehend behandeln. Vorläufig können wir soviel sagen, daß wir jedenfalls über die Organismen, indem wir sie lediglich als Objekte im Raum untersuchen, eine ganze Menge feststellen, beschreiben und erklären können, und daß wir darum bis zum Nachweise der Unrichtigkeit oder Lückenhaftigkeit dieses Vorgehens in der Statuierung beharren: Biologie ist die Wissenschaft von den belebten Organismen als Dingen der Außenwelt im Raum — wobei wir ihr eventuelles Innenleben einer anderen Wissenschaft, der Psychologie, zuweisen.

Diese Definition trägt natürlich durchaus propädeutischen Charakter. Wir erfahren durch sie weder, was belebte Organismen „sind", noch auch, in welchem Verhältnis die Biologie zu anderen Naturwissenschaften, vor allem zur Physik und Chemie, steht. Beides können wir von vornherein gar nicht beantworten, sondern nur auf dem Wege über die Theorie des Lebens.

3. Das System der Biologie

Wenn wir den Versuch machen, die derzeit notwendigen Richtungen biologischen Forschens methodologisch zu charakterisieren, so können wir diese ungezwungen etwa nach folgendem System ordnen. Wir unterscheiden im System der Biologie drei Stufen[1]).

[1]) Hinsichtlich anderer Systeme der Biologie vgl. besonders die zusammenfassenden kritischen Darstellungen bei Tschulok (1910), Meyer (1926) und Bertalanffy (1928, II. Kap.).

1. Jede Wissenschaft beginnt damit, daß sie ihre Objekte möglichst genau beschreibt und ordnet. So steht am Anfang der Biologie die Systematik, die einen möglichst vollständigen und genauen Katalog aller Tier- und Pflanzenarten zum Ziele hat. An sie reiht sich die Beschreibung der einzelnen Lebensformen, die Anatomie, die zur mikroskopischen Anatomie erweitert wird. Aus dem Vergleich der Organismen nach ihrer formalen Ähnlichkeit ergibt sich die Morphologie oder Typologie. Objekt ist nicht nur der fertige, sondern auch der werdende Organismus: beschreibende und vergleichende Entwicklungsgeschichte, welch letztere die typologischen Ähnlichkeiten oder Verschiedenheiten nicht zwischen fertigen Organismen, sondern zwischen Entwicklungsstadien feststellt. Und endlich ist neben der Einordnung ins System, der einfachen und vergleichenden Beschreibung der Lebensformen noch die Beschreibung von deren Verteilung in Raum und Zeit notwendig. Diese Aufgabe erfüllt einerseits die Biogeographie, andererseits die Paläontologie. Die letzteren sind freilich logisch kombinierte Disziplinen (Meyer), indem sie außer der reinen Deskription der Verteilung der Organismen in Raum und Zeit ökologische und phylogenetische Ziele verfolgen.

Hinsichtlich der Methodologie der erwähnten Wissenschaften verweisen wir auf die ausführliche Darstellung Meyers. Bekanntlich besteht heute eine starke Tendenz, die idealistische Morphologie mit ihrer Leitidee des „Typus" als Formganzheit des intuitiv erschauten, idealen Bauplans, als dessen Ableitungen die konkreten Einzelformen erscheinen (Begriff der Homologie der einzelnen Teile), neben der kausalen Physiologie und der Abstammungs-, Anpassungs- und Nützlichkeitsdeutung der organischen Formen wiederherzustellen (vgl. aus der reichen Literatur z. B. André, 1927; Naef, 1919; Troll, 1928; Ungerer, 1922). Ausführliche Kritiken dieser Auffassung haben Meyer (1926) und Zimmermann (1931) geliefert, auf die verwiesen werden muß. Folgende Sätze Meyers dürften wohl die richtige Einstellung zu dieser Frage angeben:

„1. Die Typologie ist eine in ihren Erkenntnismethoden durchaus autonome und gegen die beiden genannten anderen morphologisch interessierten Disziplinen kontigente Wissenschaft. 2. Wo Phylogenie und Formphysiologie ein morphologisches Problem restlos und befriedigend gelöst haben, kann auf die typologischen Erkenntnisse, die dasselbe Gebiet betreffen, theoretisch verzichtet werden. 3. Da wir aber noch nicht ein einziges morphologisches (richtiger: Form-) Problem restlos phylogenetisch und kausal morphologisch (formphysiologisch) erledigt haben, ergibt sich der hohe theoretische Wert der Typologie für die heutige, morphologisch interessierte Biologie von selbst."

2a. Ein zweites großes Systemgebiet der Biologie hat sich mit der Feststellung und Beschreibung der Geschehensbeziehungen im Organischen zu beschäftigen. Von solchen „Geschehensbeziehungen" war in den bisher erwähnten biologischen Gebieten keine Rede: Systematik und Morphologie schildern zwar „Beziehungen", aber solche formaler Art, nicht Beziehungen, durch welche Geschehnisse im Organischen in irgendeine Form von Abhängigkeit zueinander gesetzt werden. Die Feststellung solcher Beziehungen erfolgt im Bereiche der Biologie in dreifach verschiedener Richtung. Es ist zunächst klar, daß jeder organische Vorgang kausal beschrieben werden muß. Diese Forschungsweise ist jene der Physiologie. Diese Beschreibung wird, wenn möglich, mit jenen Mitteln der Kausalerklärung

erfolgen, die am weitesten fortgeschritten sind: nämlich mit denjenigen der Physik und Chemie. Allerdings bringt es die große Komplikation der organischen Geschehnisse mit sich, daß die physiko-chemische Beschreibung der Lebensvorgänge heute in weiten Gebieten nicht möglich ist: die Physiologie der Entwicklung, der Vererbung, des Verhaltens muß vielmehr mit äußerst komplizierten, physiko-chemisch vorläufig nicht auflösbaren Wirkungsweisen rechnen. Zweifellos ist es aber das Bestreben dieser Gebiete, auch jene komplizierten Erscheinungen in physikalische und chemische Reaktionen aufzulösen. Es ist eine weitverbreitete Anschauung, daß die Biologie überhaupt mit der kausalen, letzten Endes physikalischen und chemischen Analyse des Lebensgeschehens zusammenfalle, so daß also sowohl besondere, eigenartig biologische Betrachtungsweisen[1]), wie auch eine besondere Biotheorie überflüssig wären.

2b. Wir glauben nun, daß diese Auffassung nicht richtig ist, daß vielmehr schon zur Beschreibung der Lebensphänomene noch andere Betrachtungsweisen notwendig sind, als die kausale Analyse der Abläufe im Organismus bietet.

Die erste dieser Betrachtungsweisen ist die ganzheitliche. Gewiß können wir die im Organismus ablaufenden Einzelvorgänge physiko-chemisch beschreiben — aber als Lebensvorgang sind sie damit in keiner Weise gekennzeichnet. Wenn nicht alle, so doch die überwiegend meisten Lebensvorgänge — mögen wir sie in ihrem „harmonischen" Funktionieren unter normalen Bedingungen, wie auch in ihrem „regulatorischen" Funktionieren bei Störungen nehmen — zeigen sich dahin geordnet, daß sie auf die Erhaltung, Herstellung oder Wiederherstellung der Ganzheit des Organismus gerichtet sind.

Im Anschluß an Ungerer (1930) können wir etwa die folgende Betrachtung anstellen. Wenn wir z. B. die sich durch die verschiedenen Verdauungssäfte vollziehenden Abbauprozesse im Speisebrei physiko-chemisch in allen Einzelheiten aufzuhellen vermöchten, so wäre damit nichts darüber gesagt, daß die Bedeutung aller dieser Prozesse für den Organismus darin besteht, nicht resorbierbare Bestandteile der Speisen in resorbierbare zu verwandeln, und daß es sich dabei um solche Bestandteile handelt, deren chemischer Energie der Organismus zur Aufrechterhaltung aller übrigen Vorgänge bedarf, daß sie also ein unentbehrliches Glied in einem höchst komplizierten Gesamtvorgang sind. Gewiß lassen sich die Einzelheiten im Aufbau des Auges eines Wirbeltieres als Teile eines optischen Apparates und die in ihm sich abspielenden Vorgänge physikalisch-chemisch weitgehend aufklären, ebenso die Er-

[1]) Wir wählen absichtlich den indifferenten Ausdruck „Betrachtungsweisen", weil wir völlig auf dem Boden der biologischen Forschung zu verbleiben wünschen. Ob diese „Betrachtungsweisen" (oder einige von ihnen) kantische „Kategorien", „methodische Prinzipien" als „ökonomische Beschreibungsformen", „Fiktionen" oder was sonst noch sind, mögen die Erkenntnistheoretiker ausmachen — aber wenn möglich erst dann, wenn sie sich erstens selber über den Sinn dieser Ausdrücke geeinigt und zweitens die Notwendigkeiten des biologischen Denkens völlig eingesehen haben. Die allgemeine Erkenntnistheorie hat sich — wie uns die Physik am Beispiel der sog. „Kategorien" Raum, Zeit, Kausalität schlagend lehrte — nach den Anforderungen der Einzelwissenschaften zu richten, nicht diesen etwas vorzuschreiben. (Zur Kritik des Apriorismus sei auf Reichenbach, 1931, verwiesen.)

regungsvorgänge in den Sinneszellen, die Erregungsleitung in den sensorischen Nerven, Zentralorganen und motorischen Nerven, wie auch der physikalisch-chemische Mechanismus der Muskelkontraktion; aber wenn auch unsere Kenntnis der in dieser Reiz-Reaktionskette herrschenden physiko-chemischen Gesetze noch viel weiter gediehen wäre, so würde deren Kennzeichnung niemals daran vorbeigehen können, daß die Reiz-Reaktionskette als Ganzes eine bestimmte Lebensbedeutung, d. h. Ganzheitsbedeutung der Teilprozesse aufweist: daß sie etwa das Erblicken einer Beute oder eines Feindes mit daran sich anschließenden Angriffs- oder Fluchtbewegungen repräsentiert. Ähnlich ist das Wesentliche der echten und Instinkthandlungen die Herstellung von nicht gegebenen oder nicht ausreichend gegebenen Bedingungen für die Ganzheitserhaltung des Organismus. Ebenso sind die Vorgänge der Entwicklung und Regeneration zur Herstellung resp. Wiederherstellung der Ganzheit des Organismus geordnet[1]).

In der Tat füllt diese ganzheitliche Beschreibung der Lebensvorgänge große Gebiete des biologischen Forschens aus. Schon der Begriff des „Organs", des Seh-, Hör-, Geschlechtsorgans involviert, daß dieses „Werkzeug" zu etwas ist. So wenig man den Begriff des zu einer bestimmten Funktion „dienenden" Organs aus der Biologie ausmerzen kann, so wenig ist es möglich, die ganzheitliche Betrachtungsweise in ihr zu beseitigen. Tatsächlich erzählt uns ja jedes biologische Buch fortwährend, wozu Herz, Lunge, Chlorophyll, Teilungsspindeln, Reflexe, Sekretionen u. s. f. „dienen". Wir finden darum zunächst — um einen Ausdruck Ungerers zu gebrauchen — eine „Funktionsformenlehre" (im Gegensatz zur typologischen „Grundformenlehre"), welche die Organe im Zusammenhang mit ihrer zur Erhaltung der organischen Ganzheit beitragenden Funktion, in ihrer sogenannten „Zweckmäßigkeit" für den Bestand des Organismus erforscht. Dieses Ziel verfolgt die physiologische Anatomie. Als zweiten Zweig finden wir die Ökologie, welche die organischen Gestalten und deren Funktion als „Anpassung" an ihre anorganische und organische Umwelt erforscht, und die freilich durch das Hineinwirken kausal-physiologischer und historischer Fragestellungen wieder eine logisch kombinierte Disziplin bedeutet. Wir können jedoch auch die die Erhaltung der Ganzheit des Organismus bedingende Ordnung der Lebensprozesse als solche, ohne Bindung an bestimmte Organe, untersuchen, und kommen damit zu einer Betrachtungsweise, die sich vielleicht am besten als „synthetische Physiologie" bezeichnen läßt. Um die Klarstellung dieses Gebietes haben sich besonders die holländischen Physiologen verdient gemacht.

Jordan (1929) unterscheidet „Analyse" und „Synthese". Analytisch stellen wir z. B. fest, daß im Magensaft Pepsin zum Abbau von Eiweiß u. s. f. enthalten ist. Nun haben wir die Teile des Magensaftes in der Hand; um zu wissen, was nicht im Reagenzglas, sondern im Magen vor sich geht, bedürfen wir einer Rekonstruktion des Geschehens im Mageninnern. Hier setzt nach Jordan die biologische Synthese ein. Z. B. tritt in den Darm Säure in unbestimmten Mengen ein; ein kleiner Teil der Salzsäure wird resorbiert, löst auf seinem Durchtritt durch den Darm Sekretin, dieses kommt in den Blutkreislauf und wirkt unter allen Drüsen nur auf das Pankreas, dessen Sekretion es anregt. Das Sekretin steht also mit zwei anderen Faktoren des

[1]) Vgl. besonders die schönen „prospektiven Analysen" des Restitutionsgeschehens von Steinmann (1927).

Organismus (Säure im Darm — Pankreassekretion) in Beziehung, paßt zu ihnen; durch diese Beziehung wird ein harmonisches Zusammenwirken des Magensaftes und des Pankreassaftes gewährleistet; es hat „Ambozeptorcharakter". Was man „Zweckmäßigkeit" der Organismen zu nennen pflegt, ist die im Organismus gegebene Beziehung kausaler Faktoren zueinander. Es wird der Analyse nie möglich sein, etwas anderes zu erreichen, als das komplizierte physiologische Geschehen in seine physikochemischen Faktoren zu zerlegen. Ihren Wert erhalten aber die Analyseergebnisse erst als Bausteine eines totalen Wiederaufbaues, der zu einer synthetischen Beschreibung des Gesamtorganismus führt. Daher ist die Ursächlichkeit für die Untersuchung der Organismen nur Mittel, nicht Zweck. Denn die gegebene, feste Beziehung, die sich durch die ursächliche Ordnung verrät, oder, besser gesagt, das Netz aller dieser Beziehungen zu erkennen und zu beschreiben, ist die Aufgabe der Biologie. Das synthetische Problem tritt an die Stelle veralteter teleologischer Betrachtungsweisen; nur Analyse und Synthese zusammen ergeben die biologische Wirklichkeit.

Dies Jordansche Programm wurde von Hirsch (1929) weiter entwickelt. Das Ziel der experimentellen Biologie ist, das lebende System als Ordnung von Prozessen zu untersuchen. Die Prozesse sind nur physiko-chemisch zu charakterisieren; vom Standpunkt des Biologen aber, der den Organismus als eine Ganzheit auffaßt, scheiden sich die Prozesse alsbald in zwei Grenzfälle (mit zahlreichen Übergängen): in Prozesse, die dem Ganzen (als dem höchsten System) dienen, und in Prozesse, die beiläufig sind. Der zweite wichtige Begriff ist die Ordnung. Ordnung ist die Verkettung der einzelnen Vorgänge zu einem System. Dabei ist der Organismus als das höchste System zu bezeichnen, das eine hierarchische Ordnung von Partialsystemen darstellt. Diese „Ordnung der Prozesse" ist gegeben in zwei verschiedenen Formen, die Hirsch als „Schaltung hintereinander" und „Schaltung übereinander" bezeichnet. 1. Schaltung hintereinander. Z. B. im Sekretionsvorgang haben wir eine Reihenfolge von Strukturen a→n, von denen jede einen oder mehrere Faktoren enthält, durch die die nächstfolgende bedingt wird. Eine solche Reihenfolge von Strukturen (eine „Phase") ist entweder reversibel oder irreversibel. Reversibel ist z. B. die Aufladung des Hämoglobins im Blut mit Sauerstoff zu Oxyhämoglobin und dessen Zurückverwandlung in reduziertes Hämoglobin als Schwankung um eine Gleichgewichtslage. Bei den nichtreversiblen Prozessen im Organismus: Ontogenese, Sekretion u. s. f. entsteht das Problem: wie kann eine Phase wiederholbar sein, wenn sie nicht reversibel ist? Solche Prozesse seien „polyphasisch" genannt. Die Wiederholbarkeit kommt dadurch zustande, daß der Prozeß Teil eines Systems ist, das nach Ablauf von n regeneriert. Besonders instruktiv ist die Umschaltung; z. B. in der Darmdrüse von *Helix* wird die Folge der Zellstrukturen bei Eintritt des Nervenreizes abgekürzt. 2. Schaltung übereinander. Die höheren Systeme üben auf ihre Partialsysteme einen Einfluß aus in der Weise, daß Faktoren von den höheren Systemen (etwa Nerven-, innersekretorisches System) aus bestimmte Strukturveränderungen in den Partialsystemen auslösen. Die höchste Schaltung besteht darin, daß alle Partialsysteme von dem Hauptsystem „Organismus" abhängig sind. Hinsichtlich der Methoden zum Studium des Systems in seiner Dynamik muß auf die Originalarbeit verwiesen werden. — Die Physiko-Chemie gibt uns also immer nur die Formeln für die einzelnen Prozesse; die Art der Ordnung dieser Prozesse untereinander zur Erhaltung des Systems Organismus gibt sie uns nicht an, deren Feststellung vielmehr eine ganzheitliche Betrachtungsweise voraussetzt.

Noch andere Forschungszweige beschäftigen sich mit der Feststellung ganzheitlicher Beziehungen im Organismenreiche. Da auch Begriffe wie Krankheit, Norm, Störung u. s. f. nur im Hinblick auf den Bestand des Organismus zu definieren sind, so gehört in den Kreis der ganzheitlich

orientierten, biologischen Wissenschaften auch die Pathologie; abermals eine logisch kombinierte Disziplin, da einfache Beschreibung und Physiologie einen bedeutenden Anteil an ihr haben. Schließlich gibt es ganzheitliche Beziehungen nicht nur im Einzelorganismus, sondern auch in der Biozönose, im Tierstaat u. s. f., deren Erforschung der Biosoziologie obliegt.

Es ist klar, daß die Beschreibung der ganzheitlichen Ordnung der Lebenserscheinungen erstens eine notwendige Forschungsaufgabe ist, um welche die Biologie in keiner Weise herumkommt und die tatsächlich gegenüber jedem Organ und seiner Funktion fortwährend angewendet wird; und daß es sich zweitens hier um durchaus objektiv gegebene Zusammenhänge handelt, die einfach — sei es auf dem Wege der Beobachtung, sei es des Experiments — festgestellt werden müssen, und in denen — von Irrtümern selbstredend abgesehen — von keinerlei Subjektivität oder von einem Hineintragen menschlicher Maßstäbe in die Natur die Rede sein kann. Man hat nun diese klare Sachlage dadurch vollständig verwirrt, daß man statt von jener nüchternen Feststellung, von dem Begriff der „Zweckmäßigkeit" ausgegangen ist. In diesen Streitigkeiten liegt, wie Zimmermann (1931) richtig sagt, eine Vermischung und Verwechslung von „Sachfragen" mit „Begriffs-" und „Wortfragen" vor. Darüber, daß die Erscheinungen in den Organismen zu einem großen Teil „ganzheits-" oder „systemerhaltend" (Zimmermann, 1928) sind, und daß es die Aufgabe der Biologie ist, festzustellen, ob und inwiefern sie es sind, kann eigentlich gar kein Streit bestehen. Nun nannte man aber, alten Denkgewohnheiten folgend, diese Geordnetheit der Lebenserscheinungen „Zweckmäßigkeit", und fragte, welchen „Zweck" ein Organ oder eine Funktion habe. Im Begriff „Zweck" schien aber ein Wollen und Voraussehen des Zieles involviert zu sein — eine Vorstellungsweise, die dem Naturforscher mit Recht unsympathisch ist, und so machte man den Versuch, die „Zweckmäßigkeit" als eine bloß subjektive und unwissenschaftliche Betrachtungsweise hinzustellen. In der Tat ist die ganzheitliche Betrachtungsweise, in der schlechten Formulierung als „Zweckmäßigkeitsbetrachtung", häufig gemißbraucht worden: erstens durch den Darwinismus, der in seinem Bestreben, für jedes Organ und jeden Charakter Nützlichkeit und Selektionswert herauszufinden, häufig gänzlich haltlose Hypothesen über die „Zweckmäßigkeit" aufstellte; zweitens vom Vitalismus, der sie als Beweis des Waltens seiner Vitalfaktoren ansah. Zwei Haupteinwände werden vor allem vorgebracht. Der erste ist derjenige der Dysteleologie — der Hinweis darauf, daß in der organischen Natur keineswegs alles schlechthin „zweckmäßig" zugehe; aus den organischen Dysteleologien wird abgeleitet, daß die „Teleologie"[1]) nur eine subjektive Betrachtungsweise, und daß darum das physiko-chemisch-kausale Vorgehen das einzig legitime in der Biologie

[1]) Wir haben den Ausdruck „Telologie" in den positiven Ausführungen wegen seiner Vieldeutigkeit vermieden: in ihm gehen der Begriff der Ganzheitserhaltung im oben ausgeführten Sinn und die psychologische Zweckmäßigkeitsbetrachtung durcheinander.

so gut wie in der Physik sei. In dieser Richtung bewegen sich die Ausführungen von Autoren wie Goebel (1920), B. Fischer (1924), Needham (1927, vgl. auch meine Entgegnung, 1929) u. s. f., die jeder „teleologischen" Betrachtungsweise, sei diese nun darwinistisch, vitalistisch oder rein methodologisch, den Krieg erklären und eine atelologische Betrachtungsweise anstreben oder erreicht zu haben glauben.

Nun, die Widerlegung dieser „ateleologischen" Einstellung ist bereits durch unsere obigen Ausführungen gegeben: wir sehen, daß eine solche Auffassung ganze große Forschungsgebiete, wie physiologische Anatomie, Ökologie, Pathologie, entwurzeln würde. Der Versuch, die allgemeine Ganzheitserhaltung als wesentlichen und der Erforschung würdigen und bedürftigen Charakterzug des Organischen durch das Herausklauben eines dys- oder ateleologischen Organes hier, eines ebensolchen Vorganges dort zu widerlegen, geht keineswegs an. Selbstverständlich kann es sich nur darum handeln, die ganzheitliche Ordnung, so wie sie de facto ist, zu beschreiben. Es kann weder behauptet werden, daß jedes Organ und jede Funktion „zweckmäßig" sein muß, noch auch hat es einen Sinn, zu fragen, ob etwa ein Organ oder eine Funktion „zweckmäßiger" sei als eine andere. Wenn z. B. Rabaud (1929) darauf hinweist, daß der Schwanz des Hundes oder des Affen ein recht überflüssiges Anhängsel sei, von welchem ein „Zweck" nicht recht einzusehen ist, oder daß der Maus ihre Augen recht wenig nützen, so mag er vollkommen Recht haben; aber das widerlegt gar nicht, daß jedenfalls die überwältigende Fülle von Lebensfunktionen ganzheiterhaltenden Charakter trägt, wie uns ja jeder Blick in die Natur zeigt. Oder die Frage, ob es „nützlicher" sei, Lauftier oder Flugtier, Insekten- oder Windblütler, hoch oder niedrig organisiert zu sein, ist offenbar sinnlos; man kann lediglich mit Seybold (1930) antworten, „es geht so, es geht aber auch anders". Es kommt nur darauf an, daß in jedem Einzelfall die organische Ganzheit erhalten wird. Einwände dieser Art kritisieren also mit Recht das anthropomorphistische Bestreben von Darwinismus und Vitalismus, überall „Zweckmäßigkeit" zu erblicken und deren Maß nach subjektivem Ermessen abzuschätzen; nicht aber können sie die Feststellung der ganzheitlichen Ordnung als ein notwendiges Forschungsgebiet widerlegen.

Übrigens gibt es eine ganze Reihe von Gesichtspunkten, durch welche die Ganzheitsbetrachtung mit den Dysteleologien fertig werden kann. Zunächst kann sie darauf verweisen, daß die anscheinende Nutzlosigkeit oder Unzweckmäßigkeit organischer Bildungen oder Vorgänge darauf beruhen kann, daß es eben bis jetzt noch nicht gelungen ist, deren „Zweck" aufzufinden. Die vor der Entdeckung ihrer Lebenswichtigkeit als überflüssig betrachteten Drüsen mit innerer Sekretion seien als warnendes Beispiel genannt, wie vorsichtig man mit der Behauptung sein muß, daß es im Organismus „überflüssige" oder gar „unzweckmäßige" Bestandteile gebe.

Weiter kann man unzweckmäßige Organe als heute entwertete Reste von in stammesgeschichtlichen Vorstufen noch lebenswichtigen Organen betrachten; die rudimentären Organe, die Umwege in der Entwicklung, wie etwa die später sich rückbildenden Zahnanlagen bei den Bartenwalen, kommen für diese Erklärung in Betracht, wobei nicht vergessen werden darf, darauf hinzuweisen, daß manche Organe, die man einst für rudimentär und zwecklos gehalten hat, sich beim Fortschritt

der Forschung als — eventuell bei gewechselter Funktion — lebenswichtig erwiesen haben, wie etwa die Zirbeldrüse als Überrest des Scheitelauges und als innersekretorisches Organ.

Ferner ist vom Lebendigen eine ideale „Zweckmäßigkeit" gar nicht zu erwarten. Selbst wenn wir im Organismus ein zielstrebiges Prinzip, eine Entelechie annehmen wollten, so brauchte diese nicht allmächtig zu sein; auch der doch zweifellos „zweckmäßig" handelnde Mensch vermag nur innerhalb gewisser Grenzen die Materie zu seinen Zwecken zu lenken.

Man darf weiter nicht aus der Tatsache, daß der Organismus den physikochemischen Gesetzen unterliegt und darum Schädigungen häufig machtlos gegenübersteht, eine Widerlegung der ganzheitlichen Ordnung der Lebensvorgänge folgern. Wenn etwa die Zelle im Experiment unnatürliche Stoffe aufnimmt und an ihnen eventuell zugrunde geht, so beweist das gegen die allgemeine Ganzheitserhaltung des Lebens nichts. Es ist selbstverständlich, daß jedes System, also auch der Organismus, nur in einer bestimmten Umgebung existenzfähig ist; die Möglichkeit einer Störung durch unnatürliche Eingriffe vermag ebensowenig die „Ganzheitserhaltung" des Organismus zu widerlegen, als es die „Zweckmäßigkeit" einer Dampfmaschine widerlegt, daß man in sie nicht Schwefelsäure einfüllen darf. Würde die Zelle in einem Milieu leben, das mit Alkohol oder mit Farbstoffen erfüllt ist, so könnten wir überzeugt sein, daß nicht nur ihre Permeabilitätsverhältnisse, sondern ihr ganzer chemischer Bau ihrer Umgebung angemessen wäre; wie ja manche Organismen tatsächlich in einem Milieu leben, das für andere sofort tödlich ist. Übrigens weiß der Organismus schädliche Stoffe, die in ihn gelangt sind, in durchaus ganzheitlicher Weise zu entfernen: Erbrechen, Durchfall bei flüssigen, häufiges Ausatmen bei gasförmigen Giften; daß die Reaktion nicht immer genügt und auch nicht immer zu „zweckmäßigen" Resultaten führt, ist demgegenüber belanglos.

Unzweckmäßige Reaktionen — z. B. in den Tropismen der Tiere — stellen sich ferner vor allem bei solchen experimentellen Bedingungen ein, die in der Natur selten oder nie vorkommen. Nach J. Loeb sollen z. B. Schmeißfliegenlarven negativ heliotropisch sein, sie wandern immer möglichst weit von der Lichtquelle weg. Nun kann man in das verdunkelte Fenster einen Schlitz anbringen und die die Larven beherbergende Glasröhre so anordnen, daß der dem Fenster nähere Teil verdunkelt, der von ihm entferntere aber belichtet ist. Die Larven folgen auch hier ihrer gewöhnlichen Reaktion: sie ziehen sich an die von der Lichtquelle entfernteste Stelle zurück und verschmachten dort im grellen Sonnenlicht, ohne ihren Tropismus zu überwinden und in die der Lichtquelle nähere, abgeschattete Region flüchten zu können. Offenbar ist aber die Reaktion in der freien Natur durchaus teleologisch; unter gewöhnlichen Umständen bedeutet das Sich-Entfernen von der Lichtquelle zugleich Aufsuchen der Dunkelheit. Wunderbar genug sind die Organismen für ihr Leben in natürlicher Umgebung eingerichtet; daß sie aber auch gegen das Herumprobieren des Menschen an ihnen gewappnet sind, ist von ihnen nicht zu verlangen.

Schließlich ist bei der Dysteleologie jenes Moment zu beachten, das Heidenhain „Enkapsis" genannt hat (s. u. S. 261): Ein Vorgang (z. B. eine Gehirneiterung) kann für ein untergeordnetes System des Organismus durchaus „zweckmäßig" sein, dabei aber das übergeordnete System vernichten (wie in dem angegebenen Beispiel, wo die Schädelkapsel den Austritt des Eiters unmöglich macht). Diese Betrachtungsweise gilt auch gegenüber den meisten anderen Dysteleologiefällen, die man stets — zuletzt B. Fischer (1924) — als Widerlegung der teleologischen Betrachtungsweise anführte. Wenn nach Amputation, verbunden mit geeigneter Verwundung, Superregenerate in Gestalt überzähliger Gliedmaßen, Schwänze oder Köpfe entstehen, oder in Heteromorphose die frei im Wasser hängende *Tubularia* am basalen Ende einen zweiten Hydranthen bekommt; wenn — trotz der Zweckmäßigkeit der Ent-

zündungsvorgänge im allgemeinen — von einer eiternden Zahnfistel der Kehlkopfeingang verlegt und so der Tod herbeigeführt werden kann; wenn bei einer rheumatischen Endokarditis der Körper wucherndes Zellgewebe erzeugt, das nach Einschrumpfung an den Herzklappen die bedenklichsten Folgen hat; wenn in einem Teratom des Ovariums sich Haut und Talgdrüsen, Haarbälge, Kleinhirnbildungen, Rückenmarksanlagen ausdifferenzieren — in einer sehr unzweckmäßigen, krankhaften Bildung ein „Ordnungsgeschehen der Einzelvorgänge, wie sie zielstrebiger auch in der normalen Entwicklung nicht gedacht werden können" — immer charakterisieren sich diese pathologischen, dysteleologischen Vorgänge „dahin, daß ein Teil des Organismus ‚Selbständigkeit' dem ‚Ganzen' gegenüber erhält, daß er gewissermaßen selbst ein ‚Ganzes' wird" (Ungerer, 1919, S. 49). Etwas Ähnliches gilt vielleicht auch im umgekehrten Fall. Sicherlich ist es außerordentlich unzweckmäßig, daß die Pflanze für die Gallinsekten komplizierte Wohnungen schafft und ihnen reichlich Nahrung zur Verfügung stellt. Was aber für das eine System, für die Pflanze, als dysteleologisch erscheint, kann zugleich als ganzheitlich geordnet betrachtet werden hinsichtlich eines anderen Systems: wir könnten Gallenpflanze zusammen mit Gallentier als einen symbiotischen, höheren Organismus betrachten, in welchem jene Unzweckmäßigkeit des niedrigeren Systems sich in eine Zweckmäßigkeit des höheren auflöst. So spricht auch Ungerer von einer „gewissen Lebensgemeinschaft" (Funktionsganzheit), die zwischen der *Cuscuta* und ihrem Wirt besteht, „so daß man z. B. die Vorgänge der Verschmelzung der Gefäßbündel in bezug auf diese Funktionsganzheit als ganzheitserhaltend (oder -herstellend) bezeichnen muß" (1919, S. 50). Ganzheitlich und teleologisch ist also der Vorgang für die überindividuelle Einheit von Wirt und Schmarotzer, höchst dysteleologisch freilich für die befallene Pflanze; umgekehrt, wie die Eiterung für die untergeordnete Einheit des befallenen Organs, das die Infektion los werden will, zweckmäßig, gleichzeitig aber für die höhere des Gesamtorganismus todbringend ist.

Jedenfalls wird auch der überzeugteste Vertreter einer ateleologischen Betrachtungsweise zugeben müssen, daß tatsächlich die überwältigende Menge der Lebensvorgänge in einer ganzheitserhaltenden Weise geordnet sind; wäre dem nicht so, so könnte der Organismus gar nicht existieren. Wenn das aber der Fall ist, dann wird man nicht wegen dieser seltenen Dysteleologien die überwältigende Lebensteleologie leugnen dürfen, sondern vielmehr die Feststellung der ganzheitlichen Ordnung als notwendiges Forschungsziel betrachten müssen.

Tiefer als der eben besprochene, geht der zweite Haupteinwand, den man gegen die Anwendung „teleologischer" Betrachtungsweisen vorzubringen pflegt. Man sagt, einzig die kausale Betrachtungsweise sei die exakt wissenschaftliche; jede Teleologie aber bedeute die Einführung einer dem Prinzip der Wissenschaft widersprechenden, anthropomorphistischen Betrachtungsweise. Denn jeder „Zweck" setzt ein zielstrebig wollendes Wesen voraus; betrachten wir die Einrichtungen und Vorgänge im Organismus teleologisch, so heißt das, ein mystisches, anthropomorphistisches Vitalprinzip annehmen.

Bereits unsere obigen Ausführungen zeigen, daß die objektive Feststellung der ganzheitlichen Ordnung der Lebenserscheinungen, wie sie in den besprochenen Wissenschaftszweigen erfolgt, mit derartigen Auffassungen nichts zu tun hat, und daß der ganze Streit lediglich aus einer verfehlten Begriffs- und Wortbildung entsprungen ist. Das Hauptverdienst

an dieser Klärung gebührt E. Ungerer, der an die Stelle der biologischen „Zweckbetrachtung" die „Ganzheitsbetrachtung" setzte und ein umfassendes System der teleologischen Begriffe in der Botanik entworfen hat. Bei der Erforschung der Organismen die teleologische Methode anwenden, heißt nach ihm, die Lebensvorgänge in den Organismen daraufhin untersuchen, wieweit ihnen der Charakter der Ganzheitserhaltung zukommt. Ungerer weist darauf hin, daß die sog. „Zweckmäßigkeit" der Organismen bloß eine Fiktion darstellt: es ist, „als ob" in den organischen Vorgängen ein „Zweck" verfolgt würde, nämlich die Erhaltung des Organismus nach Funktion oder Form. Dies heißt aber nichts anderes als: es ist, „als ob" diese Erhaltung gewollt, beabsichtigt wäre; in dem „Als Ob" aber liegt, daß man zugleich von dem „Wollen" und „Beabsichtigen" und erst recht von einem hinzugehörigen beabsichtigenden und wollenden Subjekt nichts wisse und nichts wissen könne — und auch nichts wissen wolle. Da als „Zweck" im Organischen nur die Ganzheitserhaltung, -herstellung und -wiederherstellung des Organismus nach Funktion und Form, oder die besondere Beziehung einer Teilfunktion auf das Funktionsganze auftritt, so kann die Zweckbetrachtung durch die Ganzheitsbeurteilung ersetzt werden.

„Die teleologische Betrachtungsweise in dem hier vorgetragenen Sinne ist völlig hypothesenfrei. Daß sie weder irgendetwas Seelisches voraussetzt, noch ein Gesetz der Zweckmäßigkeit der Reaktion aufstellt oder gar behauptet, das Lebensgeschehen müßte in jedem Falle so verlaufen, daß der höchste Grad von Zweckmäßigkeit erreicht wird, kann nicht genug betont werden . . . Diesseits von allem Mechanismusstreit mußte gezeigt werden, daß der Sachverhalt des Lebendigen mit bloßen Kausalbegriffen allein nicht dargestellt werden kann und nie dargestellt wurde, wie die wissenschaftliche Verarbeitung von Tatsachen stets Ganzheitsbegriffe verwendet hat und verwendet. Es war zu zeigen, was ‚teleologische Betrachtungsweise' frei von allen Beimischungen bedeute, wie sie notwendig und ohne Gefahren benutzt werde." — Zu ähnlichen Auffassungen vgl. auch Winterstein (1928) und Zimmermann (1928).

Das an sich klare Problem der ganzheitlichen Ordnung der Lebenserscheinungen ist dadurch in Verwirrung geraten, daß es immer wieder mit bestimmten Theorien, welche dieselbe erklären wollen, verquickt wurde. Der „Mechanismus" erklärte diese Ordnung dadurch, daß er den Organismus als eine komplizierte Maschine betrachtete — und Maschinen gegenüber fragen wir ja tatsächlich stets nach ihrem „Zweck"; er meinte weiter, die Entstehung dieser Maschine durch Darwinschen Zufall erklären zu können. Demgegenüber konstatierte der Vitalismus mit vollem Recht, daß „Maschinen", soviel wir wissen, doch nur als Werk der zielstrebigen Intelligenz des Menschen und nicht durch „Zufall" zu entstehen pflegen, und betrachtete so die „Zweckmäßigkeit" als direkten Beweis seiner Anschauungen. Dadurch wurden wieder seine mechanistischen Gegner veranlaßt, die „Zweckmäßigkeit", die sie auf der einen Seite selber fortwährend bei ihren selektionistischen Erklärungen verwendeten, mit dem nächsten Atemzug für subjektiv, anthropomorphistisch und unwissenschaftlich zu erklären — und das Ergebnis der Verwechslung von Sach- und Begriffsfragen und von Beschreibung und Erklärung war eine rettungslose Konfusion.

Gegenüber dem mechanistischen Postulat, daß „eigentlich" nur die kausal-physiko-chemische Beschreibung „wissenschaftlich" sei, ist die Notwendigkeit und Gleichwertigkeit der ganzheitlichen Betrachtungsweise zu betonen. Auf der andern Seite ist mit ihr aber in keiner Weise die Annahme des Vitalismus verbunden. Eine „Erklärung" bedeutet die ganzheitliche Beschreibung der Lebensvorgänge in keiner Weise; sie läßt vielmehr die Frage nach dem Zustandekommen der organischen Ganzheits- oder Systemerhaltung vollständig offen; es ist damit weder gesagt, daß diese aus den Kräften und Gesetzen der unbelebten Natur erklärbar, noch, daß eine solche Erklärung unmöglich sei. Es kann geradezu als der Grundfehler des Vitalismus bezeichnet werden, daß er die zur Beschreibung der Lebensvorgänge notwendigen Begriffe in wirkende Naturfaktoren, Entelechien, umdeutete. In Wirklichkeit präjudiziert die Feststellung der ganzheitlichen Ordnung der Lebensvorgänge über die Theorie des Lebens noch gar nichts; nur wird sich freilich jede Theorie mit diesem Grundmerkmal auseinandersetzen müssen.

Die ganzheitliche Ordnung der Lebensvorgänge, wie sie in der angegebenen Betrachtungsweise festgestellt wird, ist genau so eine Tatsache, wie der kausale Zusammenhang der Einzelerscheinungen. Die Erkenntnis der ersteren kann durch die Kenntnis der letzteren nicht ersetzt werden — ebensowenig wie selbstverständlich umgekehrt das Studium der kausalen Zusammenhänge durch die ganzheitliche oder „Zweckmäßigkeits"-betrachtung ersetzt werden kann. Ebenso ist es selbstverständlich eine verfehlte Vorstellung, daß ein einmal kausal oder physiko-chemisch erklärter Lebensvorgang nun damit aufhöre, „zweckmäßig" oder ganzheitserhaltend zu sein — je mehr wir im Gegenteil die physiko-chemischen Zusammenhänge kennenlernen, desto mehr erkennen wir die Geordnetheit derselben zur Erhaltung des Ganzen, die neben jener ursächlichen Betrachtung immer noch ihre Untersuchung verlangt. Es hat keinen Sinn, die Ganzheitserhaltung des Organischen wegdisputieren zu wollen, sondern das richtige Vorgehen ist, sie erstens zu erforschen und zweitens zu erklären.

2c. Neben der kausalen und der ganzheitlichen kommt noch eine dritte Form der Beschreibung der organischen Geschehenszusammenhänge in Betracht. Diese ist die historische, welche die organischen Formen und Vorgänge als Produkt einer geschichtlichen Entwicklung beschreibt, was die Phylogenie durch die Aufzeigung der Abstammungsreihen derselben leistet. Hinsichtlich der Logik und Methodologie der Phylogenie verweisen wir auf die umfassenden Darstellungen von Meyer (1926) und Zimmermann (1931).

Es mag auf den ersten Blick etwas paradox erscheinen, daß wir die Phylogenie unter die „Geschehensbeziehungen im Organischen beschreibenden" Wissenschaften einordnen; denn zweifellos ist doch die Haupttätigkeit der Phylogenie, organische Formen in eine bestimmte Gruppierung, nämlich die des phyletischen Systems, zu bringen. Dieser Widerspruch verschwindet jedoch, wenn wir den eigentlichen Sinn der Phylogenie bedenken. Wenn wir sagen, daß das einzehige Pferd vom vierzehigen *Eohippus* „abstamme" (eine Aussage übrigens, die in dieser Form nicht ganz richtig ist), so bedeutet das die Konstatierung eines bestimmten „Geschehens", nämlich der

fortschreitenden Zehenreduktion in der Equidenreihe, hinsichtlich dessen *Equus* und *Eohippus* in „Beziehung" gesetzt werden. „Phylogenese" ist zu definieren als der Zusammenhang resp. die Umwandlung der organischen Formen in der Kette der Generationen. So hat die Phylogenie überhaupt nur Sinn als Schilderung eines „Geschehens" resp. von „Geschehensbeziehungen" zwischen den einzelnen organischen Formen (im Gegensatz z. B. zur idealistischen Morphologie, welche rein formale Ähnlichkeiten feststellt). Die Ordnung der Formen ist nur ein Mittel, dieses historische Geschehen festzustellen.

Auch diese historische Betrachtungsweise bedeutet ein nichtphysikalisches Prinzip, das sich uns gegenüber der Organismenwelt aufdrängt. Andererseits aber bedeutet sie in der angedeuteten Fassung eben erst bloß eine Betrachtungsweise, aber noch keine Hypothese[1]). Wir müssen die Organismen als Glieder einer Entwicklung beschreiben, genau so, wie wir sie physiko-chemisch und in ihrer ganzheitlichen Ordnung beschreiben müssen. Die Hypothesen beginnen erst dort, wo wir über die Ursachen der Entwicklung, über das Wesen der historischen Akkumulation (S. 63) u. s. f. nachzudenken beginnen.

* * *

Aus dem Vergleich der Vielheit der Lebensformen und -vorgänge ergeben sich gewisse Gleichförmigkeiten, die bei allen oder doch sehr vielen Organismen gemeinsam sind. Die Zusammenstellung dieser Gleichförmigkeiten ist die Aufgabe der allgemeinen Biologie. Wir können auch sagen: die allgemeine Biologie ist die Sammlung der allgemeineren Regeln,

[1]) Wir sagen: die historische Betrachtungsweise ist hypothesenfrei; daß viele, wahrscheinlich die meisten der mit ihrer Hilfe aufgestellten Abstammungsreihen äußerst hypothetisch sind, ist ja selbstverständlich; logisch müssen wir aber scharf zwei Arten von Hypothesen unterscheiden. Erstens solche, welche die Lücken unserer unvollständigen Tatsachenkenntnis ergänzen; solche sind in der Phylogenie infolge der Lückenhaftigkeit des fossilen Materials besonders fühlbar, kommen aber natürlich auch in der physiko-chemischen und ganzheitlichen Beschreibung der Lebensvorgänge vor; etwa unsere Vorstellungen über die Stufen der Assimilation der Kohlensäure oder über die Bedeutung des Golgi-Apparates in der Zelle tragen heute noch „hypothetischen" Charakter; selbstverständlich hofft aber der Phylogenetiker, früher oder später die „hypothetischen", noch fehlenden Zwischenglieder der Entwicklung des Menschen, der Biochemiker die noch fehlenden Zwischenverbindungen der Assimilation, der physiologische Zellanatom die Sekretion des Golgi-Apparates sichtbar aufweisen zu können. Derartige zur Ergänzung noch unvollständiger Tatsachenkenntnis eingeführte „Hypothesen" sind aber etwas ganz anderes als Hypothesen, die zur theoretischen Erklärung der Phänomene eingeführt werden. Wenn der Physiker die „Hypothese" von Materiewellen einführt, oder der Biologe annimmt, daß sich die Entwicklung durch Mutation von Genen vollziehe, so will er damit nicht Lücken der Tatsachenkenntnis ausfüllen, sondern die Tatsachen selbst erklären. Um einen später einzuführenden Ausdruck (S. 24) vorwegzunehmen: die „ergänzenden" Hypothesen sprechen Erwartungen über zukünftige Erfahrungen in der „ersten Welt" der anschaulichen Wirklichkeit aus, die „erklärenden" Hypothesen aber gehören zur „zweiten Welt" der theoretischen Wissenschaft. Derartige „erklärende" Hypothesen sind aber in der bloßen Aufstellung von Abstammungsreihen nicht enthalten.

welche aus der Betrachtung der Vielheit der Lebenserscheinungen abgeleitet werden können. Derartige Regeln ergibt sowohl der Formenvergleich der Morphologie wie auch die Beschreibung der Lebensvorgänge unter kausalem, ganzheitlichem und historischem Gesichtspunkt.

2d. Wir haben damit die notwendigen Voraussetzungen für eine adäquate Beschreibung der Lebensvorgänge angegeben. Alle diese Betrachtungsweisen — die physiko-chemische, die ganzheitliche und die historische — bedeuten, wie wir wiederholen, ausschließlich methodologische Voraussetzungen, mit deren Hilfe wir das Geschehen im Reiche des Organischen feststellen. Wir bewegen uns im Bereich der Feststellung empirischer Tatsachen ebensowohl, wenn wir die Lebenserscheinungen physiko-chemisch erforschen, als wenn wir sie ganzheitlich und historisch untersuchen. Auf keinen Fall sind mit diesen Betrachtungsweisen irgendwelche Hypothesen über das Wesen des Lebens ausgesprochen. Der Bereich der Hypothese ist vielmehr erst die theoretische Biologie, die freilich einerseits zur gemeinsamen Erklärung großer Tatsachengebiete, andererseits zur Ermöglichung einer Gesetzeswissenschaft notwendig ist.

Da aber die physiko-chemische Betrachtungsweise in der Biologie nicht ausreicht, sondern durch die ganzheitliche und die historische ergänzt werden muß, so ist damit die Notwendigkeit der Biologie als selbständiger Wissenschaft — wenigstens was zunächst die beschreibende Stufe derselben anlangt — erwiesen. Der beste Beweis dafür ist der biologische Mechanismus, der trotz seiner Versicherung, nur physiko-chemisch zu arbeiten, doch ohne die Anwendung teleologischer und historischer Begriffe nicht auskommt (vgl. unten S. 53ff.).

Diese Sätze stehen freilich im Gegensatz zu einer weitverbreiteten Anschauung, die — an Kant anknüpfend — als „Wissenschaft" nur das kausale, letzten Endes mathematische Studium der Phänomene gelten läßt. Speziell die „Teleologie" hat man als „unwissenschaftlich" abgelehnt, da sie nicht quantitativ formulierbar, die Wissenschaft aber ausschließlich das Studium der quantitativen Relationen der Phänomene sei. Nur was gemessen, gewogen, gezählt, mathematisch ausgedrückt werden kann, nur das gehöre zur Wissenschaft; alles, was diesem Postulat nicht entspricht, Klassifizierung, Anatomie, Morphologie, all das muß eigentlich bloß Naturgeschichte heißen. Den Namen der Wissenschaft verdient nur die Biophysik (Needham, 1927). Da aber die organische Ganzheit und Historizität einen wesentlichen Charakterzug der Wirklichkeit darstellt, so hat sich die Wissenschaft mit diesen auseinanderzusetzen und braucht dazu nicht die Erlaubnis von einer dogmatischen Erkenntnistheorie einzuholen. Es ist eine völlig unzulässige Beschränkung, der Wissenschaft die Erforschung gewisser Wirklichkeitszüge zu verbieten. Selbstverständlich ist es unmöglich, eine Definition zu „widerlegen", jeder kann den Begriff „Wissenschaft" so definieren, wie es ihm Freude macht. Aber die mindeste Anforderung, die man an eine Definition stellen muß, ist, daß sie den tatsächlichen Verhältnissen nicht allzu sehr ins Gesicht schlage. Das tut aber eine Wissenschaftsdefinition, welche dieselbe einfach mit mathematischer Physik gleichstellt. Nicht nur, daß nach dieser trefflichen

Definition alle Geisteswissenschaften — Psychologie, Soziologie, Historie — nicht „Wissenschaft" sind und nie „Wissenschaft" werden können, so sehen wir, daß eben dasselbe auch für weite Gebiete in der Naturwissenschaft gilt. Würde man dies Programm in die Wirklichkeit umsetzen wollen, so müßte man die allermeisten Professoren der Zoologie und Botanik, die Systematiker, Anatomen, Morphologen, Phylogenetiker, absetzen, weil sie keine physiko-chemische und damit überhaupt keine „wissenschaftliche" Forschung betreiben. Es gelten jene Worte, die ein Vorkämpfer unserer Anschauungen, der ausgezeichnete Physiker und Naturphilosoph Bavink, als Kommentar an die im obigen wiedergegebenen Sätze des Verfassers knüpfte:

„Sie ziehen den Schlußstrich, und zwar nach meinem Dafürhalten den endgültigen und unwiderruflichen, unter eine Epoche naturwissenschaftlichen Denkens, die zu ihrem und unserem Schaden den verhängnisvollen Irrtum beging, Wissenschaft überhaupt mit mathematischer Physik gleichzusetzen . . . Wissenschaft ist jeder Versuch, Tatsachen in Gedanken in eine logische Ordnung zu bringen. Die mathematische Physik ist nur eine besondere Seite dieser Tätigkeit. Daß die Geisteswissenschaften sich ihr so wie so nicht fügen, war schon lange klar. Jetzt sehen wir, daß nicht einmal der Naturwissenschaft selbst jene zu enge Definition genügen kann" (1929, S. 340).

3. Mit den bis jetzt genannten Gebieten ist aber die Aufgabe der wissenschaftlichen Biologie noch nicht erschöpft. In ihnen allen handelt es sich um die einfache Feststellung von tatsächlichen Zusammenhängen, mögen diese nun kausal-physiko-chemischer, ganzheitlicher oder historischer Natur sein. Wir bewegen uns hier in der „beschreibenden" Stufe der Wissenschaft. Wenn wir hier Regelmäßigkeiten festzustellen vermögen, so finden diese ihren Ausdruck in „Regeln" oder „empirischen Gesetzen". Solche „empirischen Gesetze" stehen unverbunden nebeneinander; sie sind von höheren Prinzipien nicht ableitbar; sie sind zufällig, „kontingent" im Sinne des Philosophen; wir können keine Notwendigkeit dafür angeben, daß gerade diese und keine anderen Regelmäßigkeiten gelten. Wollen wir diese empirischen Gesetze in Verbindung bringen, wollen wir die Einzelerscheinungen und die an ihnen festgestellten Regeln des Verhaltens „erklären", so bedürfen wir dazu hypothetischer Vorstellungen. Eine strenge Gesetzlichkeit bedeutet einen logischen Zusammenhang gedanklicher Konstruktionen[1]); sie kann darum — wie wir im nächsten Abschnitt noch näher sehen werden — nie einfach aus der Erfahrung abgelesen werden. Als Beziehungen innerhalb eines gedanklichen Gebäudes, sind die Naturgesetze aus übergeordneten Gesetzen deduzierbar und lassen ihrerseits die Ableitung untergeordneter Gesetze zu; als solche besitzen sie logische

[1]) Umgekehrt haben hypothetische Vorstellungen nur dann Wert, wenn sie im Zusammenhang eines gedanklichen Systems von Gesetzen stehen; weil das z. B. in der Atomtheorie der Fall ist — darauf beruht ihr ungeheurer erklärender Wert; weil es im Gegensatz bei den hypothetischen „Lebenseinheiten" nicht der Fall war, sich also aus dieser Annahme nichts deduzieren läßt, als was in dieselben hineingeheimnist wurde — deshalb ihr mangelnder, erklärender Wert (vgl. unten, Kap. IV). Zu dieser Frage vgl. auch Woodger (1929, S. 82, 455; 1930/31, S. 27, 440).

Notwendigkeit bei Einverständnis mit ihren übergeordneten Prämissen; sie haben nicht bloß assertorischen Charakter, sondern sind beim Zugeständnis der übergeordneten Prämissen von apodiktischer Geltung.

„Regel" bedeutet also: Generalisierung aus der Beschreibung von empirischen Zusammenhängen; „Gesetz" ist ein aus theoretischen Voraussetzungen deduktiv ableitbarer Satz. Die Gesetzeswissenschaft besteht nicht, wie man öfters gesagt hat (Dubois-Reymond, Sigwart, Roux[1]) u. a.) in der Einsicht in die „kausale Notwendigkeit" des Geschehens; die schlagende Widerlegung dieser Definition ist die moderne Physik, welche die Unmöglichkeit einer kausalen Determination der inneratomaren Letztvorgänge erkannte und alle Naturgesetzlichkeit als bloß statistisch auffaßt. Ein „Gesetz" kann ebensowohl „statistisch" wie „dynamisch" sein; die statistischen Gesetze der Quantentheorie sind nicht weniger „Gesetze" wie die dynamischen der klassischen Mechanik — deshalb, weil die einen wie die anderen deduziert werden können. Ähnlich ist der Entropiesatz — weil aus den Boltzmannschen Wahrscheinlichkeitsbetrachtungen deduzierbar — ein „Gesetz", wiewohl er die Bewegungen der Einzelmoleküle keineswegs kausal determiniert, ja Einzelgeschehnisse ihm entgegengesetzt verlaufen können. Nicht die Einsicht in die ursächliche Notwendigkeit der Vorgänge verleiht der physikalischen Gesetzlichkeit ihren strengen Charakter, sondern vielmehr die Einsicht in die logische Notwendigkeit dieser Gesetze; ja, nach Bavink (1930, S. 60ff.) ist das Kausalverhältnis seinerseits auf das der logischen Notwendigkeit zurückzuführen. Die obersten, nicht ableitbaren Sätze einer Theorie sind „Axiome", welche die Geltung von „Annahmen" haben (vgl. unten S. 27). Das Bestreben der Wissenschaft geht dahin, die Zahl der Axiome möglichst zu verringern und aus einer möglichst kleinen Zahl von Axiomen alle „spezielleren" Gesetze abzuleiten.

Es mag an dieser Stelle angebracht sein, in aller Kürze das Verhältnis zwischen „Beschreibung" und „Erklärung" anzudeuten, wobei wir den Leser auf die ausgezeichneten Ausführungen Bavinks (1930, S. 23ff.) hinweisen möchten. Eine Hypothese ist nach Bavinks treffender Definition „die Vermutung eines allgemeinen Tatbestandes, der gewissen speziellen, in der Erfahrung vorliegenden Erscheinungen zugrunde liegt, aus dessen Vorhandensein und angenommenen Gesetzen also die Erscheinungen des betreffenden Tatsachengebiets deduziert werden können". Dabei muß es das Ziel der Wissenschaft sein, die Hypothese direkt zu bestätigen, wodurch die ursprüngliche Hypothese zu dem Range einer nachgewiesenen Tatsache aufrückt, wie es z. B. bei den Atomen der Fall war, die damit von derselben Wirklichkeitsart geworden sind, „wie Steine und Bäume, Pflanzenzellen und Fixsterne". Aus dieser Definition ergibt sich für das Verhältnis von „Beschreibung" und „Erklärung": während „Beschreibung" die ein-

[1]) Über Rouxs Unterscheidung von durch die Vorkommensforschung erhaltenen „Regeln" und durch das theoretische Eindringen in das „Wirken" der Faktoren gewonnenen, „kausalen Gesetzen" vgl. 1920, ausführliches Zitat und Kritik bei Bertalanffy (1928, S. 92f.).

fache Konstatierung der Tatsachen ist, so bedeutet „Erklärung" die logische Unterordnung des Besonderen unter ein Allgemeineres, Einordnung der uns entgegentretenden Tatsachen in allgemeinere Zusammenhänge. Damit ist zugleich gesagt, daß jede Erklärung ihrerseits wieder eine neue Erklärung, d. h. das Aufsuchen noch umfassenderer Zusammenhänge herausfordert, denen gegenüber sie als „Beschreibung", als Feststellung eines einfachen Tatbestandes, erscheint.

So ist also die Aufgabe der Theorie erstens, für eine Reihe sonst unverbundener Tatsachen eine gemeinsame Erklärung zu geben, zweitens aber ermöglichen jene hypothetischen Vorstellungen, welche die theoretische Wissenschaft erbaut, die Aufstellung eines Systems strenger Naturgesetze. Wir sehen diese doppelte Bedeutung an den durchgeführtesten Theorien, die wir besitzen, jenen der Physik: etwa die Elektronenlehre ermöglicht einerseits eine Erklärung für eine außerordentliche Anzahl von Einzelphänomenen, andererseits die Aufstellung von Gesetzen für diese Phänomene.

Neben die Welt der Wahrnehmung tritt also als zweite Welt das Begriffssystem der theoretischen Wissenschaft. In welcher Beziehung diese „zweite Welt" zur „dritten Welt", der metaphysischen Wirklichkeit steht, ob — im Sinne der Positivisten — die Sinnenwelt die einzige Wirklichkeit und die Wissenschaft nur eine ökonomische „Beschreibung" der Zusammenhänge in dieser ist; oder ob — im Sinne der Realisten — der sinnlichen Welt eine Realität zugrunde liegt, deren Erkenntnis sich die Wissenschaft immer mehr annähert — das ist eine Frage, die der Naturforscher nicht zu beantworten braucht, sondern der allgemeinen Erkenntnistheorie zuweisen darf.

„Für die Physik ist es (im Gegensatz zu einer weitverbreiteten Auffassung) ohne Bedeutung, ob man im phänomenalistisch-realistischen Sinne die Inhalte des ersten Gebietes (der Empfindungen), z. B. die wahrgenommene Farbe Blau, bloße Erscheinungen, die des zweiten, z. B. die entsprechenden elektromagnetischen Schwingungen, ‚Wirklichkeit' nennt, oder ob man umgekehrt im positivistischen Sinne die ersteren als das ‚wirklich Gegebene', die des zweiten ‚als nur begriffliche Komplexe jener Empfindungsinhalte' bezeichnet. Darum heißt es nicht: ‚wo dieses Blau erscheint, ist in Wirklichkeit ein solcher Elektronenvorgang' und auch nicht: ‚an Stelle dieses Blau fingieren wir, um Berechnung zu ermöglichen, einen solchen Elektronenvorgang', sondern die Physik drückt sich neutral mit Hilfe der rein formalen Zuordnungsbeziehung aus und überläßt jene Ausdeutungen einer nichtphysikalischen Untersuchung" (Carnap, 1923).

Mit dem „inneren Wesen" der Dinge hat die Wissenschaft nichts zu tun; sie beschäftigt sich ausschließlich mit den „Gesetzen", den formalen Relationen, die zwischen den „Dingen" — mögen diese nun nur „Empfindungsinhalte" oder außer unserem Erleben bestehende Realitäten sein — vorliegen. Wenn z. B. die Physik sagt, daß das Baumaterial der Welt „Elektrizität" sei, so will sie damit nur sagen, daß die letzten Bestandteile der Wirklichkeit sich so benehmen, daß ihr Verhalten durch die elektrischen Feldgesetze ausgedrückt werden kann. Jedenfalls müssen die theoretischen Vorstellungen der Wirklichkeit, um einen Ausdruck Schlicks zu gebrauchen, „eindeutig zugeordnet" sein. Sind unsere ge-

danklichen Konstruktionen, das Theoriengebäude und die Gesetze, den Phänomenen eindeutig zugeordnet, dann ist es kein Wunder, daß sie nicht nur auf die vergangenen, sondern auch auf die zukünftigen Ereignisse passen, daß wir also die zukünftigen „prophezeien" können.

Auf die angedeutete Weise ist also theoretische Wissenschaft zugleich Gesetzeswissenschaft und nur als solche ist Gesetzeswissenschaft überhaupt möglich. In der Physik und Chemie ist dieselbe längst, in der Biologie aber, infolge der ungeheuren Schwierigkeit und Komplikation des Gegenstandes, vor allem auch wegen der weit verbreiteten Abneigung gegen theoretisches Denken, noch lange nicht erreicht. Trotzdem oder eben deshalb müssen wir auch in der Lebenswissenschaft als Krönung des ganzen Gebäudes eine theoretische Biologie fordern. Die Aufgabe der theoretischen Biologie wird es sein, die empirisch gefundenen Regelmäßigkeiten ebensowohl morphologischer Art, wie auch jene der kausal-physiko-chemischen Beziehungen, der ganzheitlichen Ordnung und des historischen Charakters, aus allgemeinen Voraussetzungen zu erklären.

* * *

Wir haben nunmehr einen Überblick der Hauptrichtungen biologischen Forschens gewonnen. Wir sehen, daß die biologische Erkenntnis sich in drei Stufen vollzieht: in der ersten Stufe handelt es sich um die Ordnung, die einfache und vergleichende Beschreibung ihrer Objekte. Die zweite Stufe erforscht die kausalen, ganzheitlichen und historischen Zusammenhänge des biologischen Geschehens und stellt — in der „allgemeinen Biologie" — Regeln für die sich hier zeigenden Gleichförmigkeiten des Geschehens auf. Die dritte Stufe endlich — die theoretische Biologie — liefert mit Hilfe theoretischer Voraussetzungen Gesetze des biologischen Geschehens.

Keiner besonderen Erwähnung bedarf es wohl, daß mit der obigen Gliederung nur verschiedenartige Einstellungen angegeben sind, nicht etwa streng zu sondernde Wissensgebiete, und daß darum irgendeine wissenschaftliche Arbeit nur selten ausschließlich einem der unterschiedenen Forschungsgebiete zugehören, sondern meist verschiedenartige dieser Einstellungen umfassen wird. Auch zwischen „Beschreibung" und „Theorie" besteht keine vollständige Kluft, indem auch schon in die „Beschreibung" als gesichert angenommene, theoretische Momente eingehen können, wenn z. B. die Aufeinanderfolge der Lichtarten im Spektrum durch ihre Wellenlänge beschrieben, oder wenn bei der Beschreibung einer Reaktion im Organismus natürlich schon die Grundbegriffe der Chemie vorausgesetzt werden. Wenn für einen Lebensvorgang (etwa einen Fermentprozeß) die Reaktionsformel aufgestellt wird, so ist er damit vom Standpunkt der Physiko-Chemie „erklärt". Vom biologischen Standpunkt aber bedeutet das eine beschriebene Tatsache, indem für den Biologen die Frage offen bleibt, warum dies Ferment in dem System „Organismus" gerade hier und jetzt, und zwar im allgemeinen in einer systemerhaltenden Weise, wirkt. Ebenso verschlingen sich — worauf später noch hinzuweisen ist — in jeder planmäßigen wissenschaftlichen Forschung Experiment und Theorie.

Eben weil aber in dem Gewebe des wissenschaftlichen Denkens die Fäden so außerordentlich verschlungen sind, ist es in einer theoretisch noch sehr unausgebildeten Wissenschaft wie der Biologie unbedingt notwendig, sich über die Verschiedenheit dieser Momente klar zu werden und diese logisch scharf zu unterscheiden. Geschieht das nicht, dann haben wir „romantische Biologie" (SCHAXEL) vor uns, in welcher teleologische Beschreibungen sich als kausale Erklärungen gebärden, ein angeblicher Mechanismus trotz unkontrolliertem Gebrauche übermechanistischer, teleologischer und historischer Begriffe vertreten wird, wo Tatsache und Theorie ungeklärt durcheinanderlaufen und nicht als solche empfundene Theorien die unbefangene Beschreibung der Tatsachen vereiteln.

4. Methodik der theoretischen Biologie

Die Biologie befindet sich heute in ihrer vorkopernikanischen Periode. Wir besitzen eine ungeheure Fülle von Einzeltatsachen, aber nur einen höchst unvollkommenen Einblick in die Gesetze, welche dieselben beherrschen. Wenn wir absehen von der Vererbungslehre, die sich dem Ziele einer theoretisch durchgebildeten Wissenschaft am meisten nähert, so lehrt schon ein flüchtiger Augenschein, daß wir in der Physik auf Schritt und Tritt von „Gesetzen" sprechen, in der Biologie aber nur in seltenen und vereinzelten Fällen. Dieser Mangel ist darin begründet, daß wir bisnun zwar zahlreiche biologische Theorien, aber keine einwandfrei durchgeführte, theoretische Biologie haben. Theoretische Wissenschaft und Gesetzeswissenschaft ist nämlich ein und dasselbe; der Mangel der Theorie läßt die Biologie nicht den Schritt von einer bloß empirischen zu einer Gesetzeswissenschaft machen.

Wir müssen uns darum die wichtige Frage vorlegen, auf welchem Wege wir zu einer gesicherten, theoretischen Biologie gelangen können. Wenn wir abermals den Vergleich mit der theoretischen Physik heranziehen, so bedingt hier der eigenartige Zustand der Biologie einen recht bedeutenden Gegensatz. Während die theoretische Physik eine voll erwachsene, ja überhaupt die höchstentwickelte Wissenschaft ist, steckt die theoretische Biologie noch in den Kinderschuhen; aus diesem Verhältnisse ergibt sich für die letztere eine Aufgabe, die für jene von keiner großen Bedeutung ist. Diese erste Hauptaufgabe der theoretischen Biologie ist die kritische Sichtung der verschiedenen Theorien, welche über die einzelnen Lebenserscheinungen aufgestellt wurden, um nachzusehen, was von ihnen exakten Ansprüchen standhält. Wir haben hier eine solche Menge bereits vorhandener Hypothesen und Theorien, die vielfach alle logischen Möglichkeiten erschöpfen, daß es zunächst lohnender erscheint, diese kritisch durchzumustern, als ihnen neue anzureihen. Festzustellen, was wir an wirklich gesicherten Erkenntnissen über das Leben besitzen, ist zunächst einmal die Hauptaufgabe der theoretischen Biologie, die wir als theoretische Biologie „von unten" bezeichnen können.

Freilich ist mit dieser Sichtung der Theorien die Aufgabe der theoretischen Biologie keineswegs erschöpft; sie muß vielmehr versuchen, zu

einem einheitlichen System zu gelangen. Um über die Grundlegung eines solchen klar zu werden, ist zunächst die Frage zu behandeln, auf welche Weise denn überhaupt eine wissenschaftliche Theorie aufgestellt wird; wir können die in der modernen Physik und Erkenntnistheorie wohl allgemein anerkannte Auffassung am besten nach der ausgezeichneten Darstellung Krafts (1926) wiedergeben.

Weitverbreitete Meinung ist, daß man die Prinzipien der wissenschaftlichen Theorien als „aus der Erfahrung abgeleitet" betrachtet. Eine leicht mißverständliche Anschauung, wie die nähere Untersuchung hochentwickelter theoretischer Systeme lehrt: etwa die Prinzipien der Mechanik können gar keine Erfahrungssätze sein, da sie sich auf Verhältnisse beziehen, wie sie in der Erfahrung gar nicht angetroffen werden können. Z. B. der Fall nach dem Fallgesetz ist ein idealer Vorgang; auch wenn wir etwa fallende Körper kinematographieren und an ihnen das Verhältnis von Raum und Zeit ausmessen würden, so fänden wir nur eine annähernde Regelmäßigkeit, nie eine strenge Gesetzmäßigkeit. Die wissenschaftliche Theorie, z. B. die Mechanik oder die theoretische Physik trägt vielmehr den Charakter eines hypothetisch-deduktiven Systems: sie legt klar ausgesprochene, frei gewählte (d. h. nicht einfach Erfahrungstatsachen registrierende), ideale (gegenüber den empirischen Verhältnissen ausgewählte) Annahmen zugrunde und deduziert aus ihnen mit logischer Strenge durch Einführung spezieller Bedingungen Folgerungen, die mit der Erfahrung verglichen und an ihr verifiziert werden; und nur in diesem Vorgehen beruht ihre strenge Geltung. Selbstverständlich darf der Ausdruck „frei gewählte" Annahmen nicht mißverstanden werden. Eine Übereinstimmung der Theorie mit der Erfahrung kann nur dadurch erreicht werden, daß die Annahmen von vornherein in Hinsicht auf die Erfahrungstatsachen gewählt werden. Wir könnten etwa in Newtons Gravitationsformel im Nenner statt R^2 $R^{1,5}$ oder R^3 ansetzen; dann würden wir aber eine „irreale" Theorie erhalten. Dennoch ist — wie aus dem Gesagten hervorgeht — die Erfahrung immer nur die Entstehungsbedingung für die Theorie, nicht aber können jene Grundannahmen einfach aus ihr abgelesen werden; diese sind vielmehr stets originelle Ideen. Im Hinblick auf die hypothetisch-deduktive Systembildung besteht zwischen sog. Ideal- (Mathematik) und Realwissenschaften (Mechanik, theoretische Physik) kein Unterschied.

Der Gegensatz der Theorie ist die induktive Wissenschaft. Alle Ableitungen aus der Erfahrung können aber, da sie auf bloß eine annähernde Regelmäßigkeit zeigenden Einzeltatsachen beruhen, niemals über die Geltung als „Annahmen" hinauskommen; alle allgemeinen Erkenntnisse der Wirklichkeit sind rationale Konstruktionen, und Theorie und Induktion unterscheiden sich nur dadurch, daß die letztere von den Tatsachen ausgehend, die erstere an ihnen sich verifizierend, zu diesen gelangt.

Diese Erkenntnis des eigentlichen Wesens der wissenschaftlichen Theorie ist für uns Biologen von größter Wichtigkeit. Es ist ganz und gar nicht so, daß ein möglichst umfangreiches Erfahrungswissen schon zur Begründung eines wissenschaftlichen Systems ausreiche. Vielmehr ist ein solches nur erreichbar durch das innige Zusammenwirken von Empirie und deduktivem, hypothetischem Denken. Auch aus der Erfahrung gewonnene Gesetze vermögen sich erst dann zu einem wissenschaftlichen System zusammenzuschließen, wenn eine deduktive, theoretische Konstruktion bereits besteht, in welche sie sich eingliedern können. Der Mangel der letzteren ergibt die Zusammenhanglosigkeit der auf empirischem Wege in der Biologie aufgefundenen Regeln, während in der Physik auch empirisch gewonnene Gesetze sich alsbald dem großen Zusammenhang

einordnen, sich als Ableitungen allgemeiner Gesetze darstellen und ihrerseits die Ableitung spezieller Gesetze ermöglichen. Wenn auf diese Weise die Theorie nie aus den einfach registrierten Tatsachen herausgelesen werden kann, so ist andererseits die Erfahrung immer die Veranlassung für und der oberste Richter über sie. Angefangen von den Theorien spezieller Gebiete bis hinauf zum Bereich der früher als kategoriale, apriorische Notwendigkeiten angesehenen, obersten Begriffe der Naturwissenschaft (Raum, Zeit, Kausalität) kann nur die Erfahrung entscheiden, welche gedanklichen Systeme zur Naturerkenntnis brauchbar sind.

Wir sehen, daß die Anschauung logisch wie psychologisch vollkommen unhaltbar ist, daß die theoretische Naturgesetzlichkeit einfach aus der Registrierung eines möglichst umfangreichen Erfahrungsmaterials abgelesen werden kann[1]). Diese Anschauung ist logisch unhaltbar: denn Naturgesetze laufen nicht frei in der Natur herum, sondern sie müssen durch Stilisierung der Erfahrungswirklichkeit, durch Abstraktion von allen „Störungen" gewonnen werden, und diese Stilisierung ist psychologisch nur möglich durch eine glückliche Intuition, die mit sozusagen künstlerischem Blicke hinter der verwirrenden Fülle der Erscheinungen die großen Linien des Geschehens erschaut und den hypothetischen Ansatz hervorbringt, der mit einem Male die Tatsachen in Ordnung setzt. Das gilt ganz unabhängig davon, wie man weiter die „zweite Welt" der theoretischen Wissenschaft beurteilen möge, ob man in ihr die Feststellung realer Beziehungen erblickt oder sie in positivistischem Sinne bloß als eine gedankliche Konstruktion betrachtet.

Noch eine wichtige Idee haben wir Kraft zu verdanken. Er betont mit Recht, daß keineswegs die (quantitative) Mathematik die einzig mögliche Grundlage einer strengen Theorie, eines hypothetisch-deduktiven Systems ist; sondern ein solches ist allemal dort gegeben, wo aus idealisierten Bedingungen deduziert wird, wie er an dem Beispiel der deduktiven, Mengerschen Volkswirtschaftslehre ausführt.

Es ist eine weitverbreitete Anschauung, daß ein hypothetisch-deduktives System nur auf der Basis der „Mathematik" im gewöhnlichen Sinn, d. h. der quantitativen Mathematik möglich sei. Die moderne, mathematische Logik (Principia mathematica der Cambridger Schule, Hilbert) beweist jedoch die Möglichkeit eines streng deduktiven Systems, dessen Aussagen nicht quantitativ sind, oder, besser gesagt, welches

---

[1]) Mit Lewin (1931) zu sprechen, trägt das biologische Experiment heute noch zu sehr „aristotelischen" und zu wenig „galileischen" Charakter: man sucht aus einer möglichst großen Anzahl von Fällen die Regelmäßigkeiten herauszulesen, anstatt einen einzelnen, konstruierten Idealfall in seiner Gesetzlichkeit durchzuanalysieren. Es ist eigentümlich, daß gerade ein großer Teil der physiko-chemischen Erforschung des Lebensgeschehens — man vergleiche z. B. die unten gegebene Kritik der Untersuchungen über den Ionenantagonismus — einen durchaus „aristotelischen" Charakter trägt, indem lediglich eine möglichst große Anzahl von Einzelfällen registriert wurde, die uns zwar manche „Regelmäßigkeiten", aber kein allgemein gültiges „Gesetz" erkennen lassen. Hervorragende Ansätze zum „galileischen" Denken in der physikalischen Lebenstheorie sind die Untersuchungen Rashevskys (1931, a), der bewußt vereinfachte, gedankliche, physikalische Modelle biologischer Systeme (sich teilende Flüssigkeitstropfen, Hysteresisphänomene) einführt und mit den Methoden der mathematischen Physik durcharbeitet.

die „quantitative" Mathematik als ein Teilgebiet in sich enthält. Im weiteren Sinn der „Mathematik" hat der KANTische Satz sicher axiomatische Gültigkeit, daß „in jeder Naturlehre nur so viel echte Wissenschaft angetroffen werden könne, als Mathematik in ihr enthalten ist", weil „Mathematik" im weiteren Sinn nichts anderes besagt, als das Vorhandensein streng formulierbarer Ableitungen innerhalb eines deduktiven Systems. Der KANTische Satz ist also nur ein Ausdruck für das Postulat der Rationalisierbarkeit der Natur. Welcher Art aber die anzuwendende „Mathematik" sein muß, das läßt sich in gar keiner Weise apriori sagen, sondern das kann nur die Forschung lehren. Vielleicht wird die Möglichkeit eines nicht (quantitativ) mathematischen, hypothetisch-deduktiven Systems für die Biologie im Auge zu behalten sein[1]). Jedenfalls sehen wir in der Physik, daß neue Gebiete sich häufig auch erst ihre neue Mathematik schaffen mußten — es sei etwa an die Theorie der Integralgleichungen zur Behandlung physikalischer „Ganzheiten", an die „neue Mathematik" der Quantentheorie (FOURIER-Transformationen, Matrizentheorie) erinnert. Wenn man also bedenkt, daß schon zur Behandlung der elementarsten Ganzheiten in der Physik ganz neue „Mathematiken" notwendig waren, die den Scharfsinn der mathematischen Physiker bis zur Erschöpfung anspannten, so kommt es einem eigentlich recht unwahrscheinlich vor, daß bei der Behandlung der kompliziertesten ganzheitlichen Gebilde der Natur — der Organismen — die bloße Anwendung elementarer Denkweisen der Physik und physikalischen Chemie genügen sollte — wie meist von denen geglaubt wird, die von der „Physik und Chemie" die Auflösung des Lebensproblems erwarten. Nur das innige Zusammenwirken des Biologen, des theoretischen Physikers, des Mathematikers und Logikers wird das Problem der „Mathematisierung" der Biologie lösen können[2]).

Zum Abschluß des der Methodik der theoretischen Biologie gewidmeten Kapitels seien noch kurz einige praktische Maximen derselben angeführt. Die erste heißt: Besinnlichkeit und Vorsicht in der Hypothesenbildung. Unberechtigt sind zunächst

---

[1]) Die Möglichkeit eines nicht (quantitativ) mathematischen, hypothetisch-deduktiven Systems der Biologie wurde wohl zuerst von mir erwogen (1928a, S. 8; 1930b). Unabhängig davon hat WOODGER (1929, 1930/31) auf diese Möglichkeit hingewiesen: jene, die den Gebrauch der Mathematik in der Biologie fordern, glauben allgemein, daß sie untrennbar von Zahl und Quantität sei; die Logistik zeigt jedoch die Möglichkeit auch anderer Ordnungssysteme. WOODGER hat versucht, auf ihrer Grundlage eine Analyse des Organismusbegriffes und des Verhältnisses zwischen Embryologie und Genetik zu geben.

[2]) Es ist vielleicht nicht uninteressant zu erwähnen, daß die hier in Betracht gezogene Idee eines „nicht mathematischen hypothetisch-deduktiven Systems" eigentlich nichts anderes ist als das „more geometrico demonstrare" der alten Rationalisten, eines SPINOZA und LEIBNIZ. SPINOZA wollte seine Philosophie nicht „geometrice" aufbauen, er war so töricht nicht, die philosophischen Grundwahrheiten „mathematisch" (im engeren Sinn) ableiten zu wollen; wohl aber „more geometrico", d. h. nach Art der Geometrie, in der allgemeinen Form der logischen Deduktion aus allgemeinsten Prinzipien, wie sie in der Geometrie nur besonders deutlich vorliegt. Modern gesprochen ist SPINOZAS Ethik der Versuch eines nicht (quantitativ) mathematischen, hypothetisch-deduktiven Systems der Philosophie! Wenn auch diese historischen Systeme uns heute nicht mehr befriedigen, so ist es doch eine zu erwägende Frage, ob ihr Grundprinzip wirklich so unsinnig war, als man gewöhnlich anzunehmen geneigt ist. Die Entwicklung der Logistik scheint die Möglichkeit eines nicht (quantitativ) mathematischen, hypothetisch-deduktiven Systems sicherzustellen und auch in anderen Wissenschaften, wie KRAFT sie aufzählt, treten ähnliche Bestrebungen auf, so daß die Möglichkeit solcher Entwicklungen nicht von der Hand zu weisen ist.

„Pseudohypothesen", die nur Umschreibungen des zu erklärenden Tatbestandes sind (ad hoc ersonnene Stoffe und Kräfte spielen in der Biologie oft diese Rolle). Wird weiter der Widerspruch einer Hypothese mit der Erfahrung nachgewiesen, so muß sie schonungslos verworfen werden. Mit dem Nachweis der Möglichkeit einer Hypothese ist sie aber noch nicht gerechtfertigt; das ist sie erst dann, wenn sie möglichst viele Tatsachen mit möglichst wenig Voraussetzungen und jedenfalls mehr Tatsachen mit weniger Voraussetzungen als andere Hypothesenkonstruktionen erklärt, also nicht bei jedem Erklärungsschritt neue, ad hoc ersonnene Hilfshypothesen benötigt. Eine mit der Erfahrung nicht in Widerspruch stehende und für ein bestimmtes Tatsachengebiet eine einheitliche Erklärung gebende Hypothese ist „verifiziert" und wird zur „Theorie". In der Bewertung von Hypothesen wird in der Biologie viel gesündigt. Einerseits glaubt man oft nur zu leicht, durch die Aufzeigung bloßer Denkmöglichkeiten bereits eine Erklärung gegeben zu haben, andererseits hält man die Theorie gegenüber Experiment und Erfahrung für wissenschaftlich nicht vollwertig, während sie in der Tat eine wirkliche Bereicherung unserer Erkenntnis darstellt (man vgl. dazu die guten Ausführungen bei Tschulok, 1922).

Eine zweite Maxime der theoretischen Biologie muß die „Achtung vor dem Lebendigen" sein. Wir müssen uns bei der ungeheuren Kompliziertheit des Lebensgeschehens hüten, allzu früh alles „erklärt" zu glauben. Groteske Beispiele der Übertretung dieser Warnung sind z. B., wenn Loeb auf Grund der Auffindung gewisser Massenrelationen bei der Regeneration von *Bryophyllum* die Behauptung aufstellte, daß nun das ganze Regenerationsphänomen als „rein physiko-chemisch" nachgewiesen sei, wenn man in den anorganischen Lebensnachahmungen „Erklärungen" für die unendlich diffizilen Vorgänge der Formbildung, Kernteilung u. s. f. erblickte, oder die ungeheuren Rätsel der Phylogenese durch das Zauberwort „Selektion" endgültig erledigt glaubte.

Eine dritte, wichtige Maxime betrifft die Psychologie der Theorienbildung. „Subjektive Faktoren" in den verschiedensten Formen bedrohen den Theoretiker im allgemeinen und den biologischen Theoretiker im besonderen. Woodger (1929) hat über diese subjektiven Faktoren, die „konservativen", wie auch die Ursachen von Einseitigkeit, Dogmatismus, Intoleranz, intellektueller Kurzsichtigkeit eine ebenso hübsche wie beherzigenswerte Studie geschrieben. Zu diesen Faktoren kommt noch der Einfluß außerwissenschaftlicher Momente hinzu. Etwa der beispiellose Siegeslauf des Darwinismus wäre wohl sicher nicht ohne Mithilfe außerwissenschaftlicher Momente, die in seiner leichten Anwendbarkeit auf theologische, metaphysische, soziologische und politische Fragen gelegen sind, möglich gewesen. Auch heute wird die Stellungnahme zu Problemen wie Mechanismus und Vitalismus, Anlage und Umwelt, Deszendenztheorie u. s. f. wesentlich durch weltanschauliche, politische, ökonomische Motive mitbestimmt. Alle solchen Einflüsse verfälschen die Wissenschaft. Wissenschaftliche Theorien mögen — wenn einmal sichergestellt — für andere Geistes- und Kulturgebiete ausgewertet werden; bei ihrer Beurteilung jedoch haben derartige Motive nichts dreinzureden.

Beispiele für die Notwendigkeit dieser Warnungen werden wir im Verlauf wiederholt kennenlernen.

5. Die Notwendigkeit der theoretischen Biologie

Heute ist allerdings die Notwendigkeit der theoretischen Biologie keineswegs allgemein anerkannt. Es ist vielmehr die Anschauung herrschend, daß die experimentelle Arbeit die einzige sei, die mit Recht auf den Titel ganzer Wissenschaftlichkeit Anspruch erheben könne. In größter An-

erkennung der gewaltigen, experimentell geleisteten Arbeit weisen wir jedoch darauf hin, daß neben Beobachtung und Experiment der Theorie in der Lebenswissenschaft eine bedeutsame Rolle zukommt.

Was die erste Aufgabe der theoretischen Biologie, die Sichtung der vorhandenen Theorien und Begriffe anlangt, so scheint diese von großer Wichtigkeit. Alle die bedenklichen Erscheinungen in der Biologie: das Durcheinanderlaufen widersprechender Einstellungen und Theorien, der Mangel eines allgemein akzeptierten Lehrsystems, das Überleben längst abgestandener Theorien, die Unklarheiten und Selbstwidersprüche der Begriffsbildung können ausschließlich durch eine kritische, theoretische Biologie zum Verschwinden gebracht werden. Die Vernachlässigung der allgemeinen Grundlagen und die Verwirrung in den Grundbegriffen hat zu der heutigen Krisis der Biologie geführt; methodische und theoretische Einsicht ist das einzige Mittel, das aus ihr wieder herausführen kann. Es wird kaum eine Übertreibung sein, daß vielleicht 90 % aller theoretischen Streitigkeiten in der Biologie auf die ungenügende Klarheit des biologischen Denkens, auf die Verschwommenheit der Begriffe und den laxen Wortgebrauch zurückgehen. Ist einmal eine theoretische Anschauung wirklich scharf präzisiert, dann ist es meist nicht allzu schwer, ihre Richtigkeit oder Unrichtigkeit nachzuweisen; wird jedoch mit Worten gearbeitet, die nicht zwei-, sondern vielleicht sieben- oder zehndeutig sind, wie jene des Mechanismus und Vitalismus, der Kausalität und Teleologie u. s. f., dann ist es kein Wunder, daß die Gegner aneinander vorbeireden, daß jahrzehntelange Streitigkeiten zu keinerlei Klärung führen können. Diese Streitigkeiten haben zu einem guten Teil das Eindringen in die eigentlichen großen Probleme der theoretischen Biologie gehemmt. Der einzige Ausweg ist die Klärung der Begriffe, welche nur die theoretische Biologie „ersten Sinnes“ vermitteln kann.

Nicht minder wichtig ist die zweite, aufbauende Leistung der theoretischen Biologie. Aus allem Gesagten geht hervor, daß theoretische und experimentelle Arbeit notwendige Komplemente darstellen, die nur in ihrer gegenseitigen Ergänzung den Aufbau einer Wissenschaft ermöglichen. Nur indem sie theoretisch wird, kann eine Wissenschaft in den Zustand einer exakten Gesetzeswissenschaft übergehen. Das Ideal „hypothesenfreier Wissenschaft“ ist wohl berechtigt, indem es überflüssige Spekulationen untersagt; aber es ist ein bloßes Phantom, wenn es etwa heißen sollte, daß irgendeine Wissenschaft ohne ein Gerüst theoretischer Begriffe möglich sei. In der Physik, welche den meisten Biologen als die Musterwissenschaft erscheint, hat es einen derartigen Gegensatz zwischen als einzig exakt betrachteter empirischer Arbeit und mehr oder weniger suspekter theoretischer nie gegeben. Deduktives, theoretisches Denken und induktive, empirische Forschung erscheinen in der Physik als durchaus gleichberechtigt; der Physiker weiß genau, daß nur in der Gemeinschaft von Experiment und Theorie seine Wissenschaft wachsen kann.

Heute steht freilich ein großer Teil der Biologen theoretischen Versuchen mißtrauisch gegenüber. Wir können jedoch bei aller gebührenden Hochschätzung der Experimentalforschung der oft erhobenen Forderung,

anstatt zu theoretisieren möge man lieber noch mehr experimentieren, nicht restlos zustimmen. Wenn wir bloß eines der biologischen Referatenblätter aufschlagen und die Tausende der jährlich publizierten experimentellen Arbeiten überblicken, so erlauben wir uns der Meinung zu sein, es sei nicht minder notwendig, ernsthaft darauf hinzuarbeiten, dieses ungeheure Material theoretisch zu verwerten, als es zu vermehren. In der Tat finden wir heute immer wieder Klagen darüber, daß oft der ungeheure Experimentalbetrieb in schlechtem Einklang zu den wirklich neuen Erkenntnissen steht. Wir schlagen z. B. die ausgezeichneten Referate der „Jahresberichte über die gesamte Physiologie" auf und lesen:

Die vorliegende Zusammenfassung (über den Blutkreislauf) „soll vor allem eine Vorstellung davon geben, was für eine Unmenge von Arbeiten im Laufe von zwei Jahren über den Blutkreislauf geschrieben worden ist, und wie wenige davon wirklich geeignet sind, einen wesentlichen Fortschritt anzubahnen. Neben den notwendigen Nachprüfungen bereits erhobener Befunde werden immer wieder Arbeiten veröffentlicht, die weder in bezug auf die Anordnung, noch auch die Ergebnisse etwas Neues gebracht haben" (Rothberger).

„Die Fortschritte der Erkenntnis von Aufbau und Funktion des vegetativen Nervensystems erfolgen gegenwärtig nicht mehr so planmäßig wie noch vor nicht langer Zeit. Zwar gehen aus zahlreichen Instituten viele Arbeiten auf diesem Gebiete hervor, sie enthalten aber vielfach nur Wiederholungen oder Widerlegungen von längst bekannten Tatsachen und sind daher weit mehr geeignet, Verwirrung in das Gebiet hineinzutragen, als klärend zu wirken" (Fröhlich).

„Die Flut der Literatur ist nicht im Abebben, sondern noch in weiterem Anstieg begriffen . . . Überblickt man an Hand der im Laufe des Jahres selbst verfertigten Auszüge und Notizen, und an Hand der in den einzelnen Heften niedergelegten Referate das ganze doch immerhin eng umgrenzte Gebiet des Energiewechsels, so kann man wohl auch über die Leistungen im abgelaufenen Zeitabschnitt kein wesentlich anderes Urteil fällen als jenes, das im vergangenen Jahresbericht einleitend niedergelegt wurde. Wort für Wort paßt das damals Gesagte auch für die letztvergangene Zeitperiode. Es wird fleißig am Gebäude des Energiewechsels gearbeitet, es wird daran manches vom alten Verputz abgeschlagen, neuer Mörtel aufgetragen, manchmal auch zwecklos ein wenig am Haus gepfuscht, wie dies bei Architekten ja ab und zu auch vorkommt, manchmal ganz hübsch ein wenig ausgebessert und verschönert, aber neue Mauern wurden nicht aufgeführt, man kann nicht behaupten, daß sich die Fassade irgendwie geändert hat, oder daß das Haus gewachsen sei" (Durig).

Selbstverständlich muß man sich hüten, derartige mißmutige Urteile zu generalisieren. Daß in ein paar Jahren in irgendeinem eng begrenzten Arbeitsgebiet keine erschütternden Leistungen vorgekommen sind, besagt nicht, daß nicht in anderen Gebieten bedeutsame Fortschritte erzielt wurden. Man denke etwa hinsichtlich der letzten 15 Jahre an die großen Bereicherungen, die unsere Vorstellungen über die Entwicklung zumal durch die Arbeiten der Spemannschen Schule, über die Vererbung durch die Morgan-Schule, über die Atmung durch Warburg u. s. f. erfahren haben. Die obigen Zitate sollen auch keineswegs irgendeinem Pessimismus das Wort reden oder den Wert der experimentellen Arbeit irgendwie verkleinern. Es soll lediglich darauf hingewiesen werden, daß dasjenige, was der Biologie mangelt, nicht ein nicht genügend intensiver Experimentalbetrieb ist, sondern das häufige Fehlen von theoretischen Leitgedanken.

Wenn eingestandenermaßen heute schon die experimentelle Forschung viel Überflüssiges produziert, so kann die Forderung nach mehr experimentellem Material nicht bedeuten, daß künftighin nur quantitativ noch mehr experimentiert werde, sondern lediglich, daß der experimentelle Betrieb weniger Überflüssiges produziere und dafür mehr, was uns wirklich der Erkenntnis der Gesetzlichkeiten des Lebens näher bringt. Die Vertiefung, nicht die bloß quantitative Ausdehnung des experimentellen Betriebes tut not; die erstere wird aber nicht anders möglich sein als dadurch, daß eben dem theoretischen Denken seine Rolle im planmäßigen Experiment zuerkannt wird. Indem wir die grandiose wissenschaftliche Technik bewundern, die sich in den letzten Jahrzehnten herausbildete, sollte man doch nicht vergessen, daß sie Mittel ist, nicht Selbstzweck, daß „Wissenschaft" nicht die Anwendung einer an sich bewunderungswürdigen Technik ist, sondern daß sie gedankliche Beherrschung der Erscheinungen bedeutet.

In Anbetracht dieser Überfülle von experimentellen Ergebnissen vermag uns auch der Einwand nicht zu erschrecken, daß die Biologie zu ihrer theoretischen Durchbildung noch nicht reif geworden sei. Im Gegenteil muß betont werden, daß Empirie und Theorie in der Wissenschaft gleichmäßig wachsen sollen, und daß die Annahme, Theorie sei erst beim Abschluß der Tatsachenerkenntnis möglich und notwendig, durchaus verfehlt ist. Ja, man könnte diesen Einwand geradezu umkehren. Eben weil das Tatsachenmaterial in der Biologie heute schon so unendlich vielfältig und verwickelt geworden ist, fällt die Auffindung allgemeiner Theorien so schwer. Kepler kannte fünf Planeten und leitete aus ihren Bahnen seine grundlegenden Gesetze ab; hätte er aber die Bahnelemente der Hunderte heute bekannter Planetoidchen zur Hand gehabt — wäre es ihm überhaupt möglich gewesen, zu seinen Gesetzen zu gelangen? Ganz gewiß ist aber, wegen der oben ausgeführten Momente, die Hoffnung vollkommen illusorisch, daß sich etwa, wenn man nur die Bahnen recht vieler Planetoiden gekannt hätte, die Keplerschen Gesetze aus „reiner Induktion" ergeben hätten — wie man heute in der Biologie noch vielfach glaubt, durch die Anhäufung eines möglichst großen Tatsachenmaterials von selbst zur Einsicht in die Gesetzlichkeit gelangen zu können[1]).

Nachdem wir die Berechtigung der Theorie in der Lebenswissenschaft so hartnäckig verfochten haben, wäre es doch vollkommen verfehlt, nicht zuzugeben, daß die Biologen allerdings mancherlei gute Gründe für ihr Mißtrauen der bisherigen „Theorie" gegenüber besitzen. Nichts ist so gefährlich, wie ein Ins-Blaue-Spekulieren und -Theoretisieren, wie es bei biologischen Outsidern, leider aber auch oft in der Wissenschaft selbst

[1]) Woodger (1929, S. 318f.) hat diesen Gedanken sehr hübsch ausgeführt: in der Physik zeigt sich eine enge Korrelation zwischen den jeweiligen theoretischen Erklärungen und der Komplexität des Tatsachenmaterials. D. h. die letzteren waren nie zu zahlreich oder zu komplex, um mit den gerade entwickelten Denkmitteln bearbeitet zu werden. Poincaré schrieb: „Hätte Tycho zehnmal genauere Instrumente besessen, wir hätten nie einen Kepler, einen Newton, eine Astronomie gehabt. Es ist ein Unglück für eine Wissenschaft, wenn sie zu spät geboren wird, so daß die Beobachtungsmittel bereits zu vollkommen geworden sind."

gang und gäbe ist. Auch ein anderer Grund der antitheoretischen Einstellung der Biologie ist unschwer einzusehen und völlig zu billigen. Man sieht nur allzu häufig den Theoretiker, der sich vom gesunden Boden der Erfahrung und des Experiments entfernt, alsbald im blauen Nebel der Metaphysik verschwinden. Es mag freilich sein, daß der „philosophische" Charakter der bisherigen theoretischen Biologie eine notwendige Entwicklungsstufe dargestellt hat. Hat aber den Biologen einmal die Abneigung gegen diese Art theoretischer Biologie erfaßt, dann kommt er leicht dazu, alles Theoretisieren als Ablenkung von seiner wissenschaftlichen Aufgabe zu betrachten. Hier ist wiederum ein Punkt, in dem allerdings ein Wandel not tut; ein Wandel, der freilich nicht darin bestehen kann, daß man die Theorie überhaupt ablehnt, sondern nur darin, daß man mit dem Programm einer naturwissenschaftlichen theoretischen Biologie Ernst macht, indem man die bisherigen theoretischen Einsichten sammelt, sichtet und entwickelt und gleichzeitig jeder leichtsinnigen Spekulation, die in der Biologie das Mißtrauen gegen die „Theorie" hervorrief, entschieden den Krieg erklärt.

* * *

Wenn die theoretische Biologie sowohl innerhalb der Lebenswissenschaft selber als ein vollberechtigtes Gebiet angesehen werden muß, wie sie auch für unser gesamtes Geistesleben von entscheidender Bedeutung ist, so ergibt sich daraus die Forderung nach ihrer Berücksichtigung im biologischen Studium. Die an sich unvermeidliche Spezialisierung wird, zu weit getrieben, und über dem einzelnen Gebiet den großen Zusammenhang der Probleme aus dem Auge verlierend, der Mutterboden für jenen „Streit der Meinungen", für die Heterogenität und den vielfach unbefriedigenden Zustand der Lebenswissenschaft. Es kommt dazu, daß die Biologie, die ja in weitem Umfang noch nicht „exakte" Wissenschaft im Sinne der Physik und Chemie ist, vielfach die sich ihr Widmenden nicht zu jener Strenge des Denkens zu erziehen vermag, die in der Wissenschaft unerläßlich ist. Von hier führt der Weg zu jenen Selbstwidersprüchen in der Biologie, wie sie auf so zahlreichen Gebieten nachweisbar sind. Eine Besserung dieses Zustandes ist ausschließlich von einer theoretischen Klärung zu erhoffen. So dürfte die Forderung nicht unberechtigt erscheinen, daß neben den üblichen Vorlesungen und Praktika auch die Unterweisung in der theoretischen Biologie ein notwendiges Bestandstück des biologischen Studiums bilde, und zwar in zweifachem Sinne: erstens als eine eingehende Bekanntmachung mit den grundlegenden theoretischen Problemen der Biologie, zweitens als eine logische, methodologische und erkenntnistheoretische Durchbildung, welche Unterweisung der in der praktischen Methodik unserer Wissenschaft an die Seite tritt. Die Berechtigung dieser Forderung kann nicht besser als mit Schaxels Worten gerechtfertigt werden:

„Mehr als durch die Schwierigkeiten des Gegenstandes und die Eigenart seiner Erfassung zu rechtfertigen ist, haben die Betrachter, Forscher und Denker es an der Vertiefung ihres Werkes fehlen lassen . . . Die Grenzen zwischen gesichertem Wissen

und ergänzenden Annahmen sind häufig unscharf und bestritten. Theorie, Hypothese, Glaube, Forderung läßt sich nicht trennen. Der Empiriker bewegt sich mit großer Zurückhaltung zwischen ausgesprochenen Ansichten, die er bestenfalls mittelbar und darum nur abgeschwächt kennt . . . Die Zustände innerhalb der Wissenschaft ändern sich nur, wenn an die Stelle der theoretischen Heterogenität die theoretische Wissenschaft tritt. Ihre Aufgabe ist die Errichtung des Begriffsgefüges, in dem die Ergebnisse planmäßiger Forschung vollständig und geordnet Aufnahme finden. Aus dem bestehenden Gemenge biologischer Dinge und Vorstellungen muß methodische Sichtung die Begriffe herausarbeiten, deren geschichtliche Bedingtheit und logische Möglichkeit zu ergründen ist. Historische und kritische Arbeit hat das Zustandekommen der umlaufenden Meinungen verständlich zu machen und festzustellen, was von ihnen der auf Rechenschaftsablage dringenden Prüfung standhält . . . (Der Fachforscher) muß merken, daß es reine Beschreibung gesammelter Tatsachen in Wahrheit nicht gibt, sondern in jeder Beschreibung schon Theorie steckt und keine Beobachtung ohne Problem geschieht, wobei von der Fragestellung die Art der Antwort abhängt. Stellt sich heraus, daß Theorie etwas ungewollt Verbreitetes ist, so wird wohl die Notwendigkeit theoretischer Klärung allgemein eingesehen und betrieben" (1922, S. 4, 7, 233, 298).

Darüber hinaus, haben wir einen Vorschlag für ein Institut für theoretische Biologie aufgestellt und die grundlegenden methodologischen, kritischen und historischen Forschungsaufgaben eines solchen zu skizzieren versucht, worüber abermals auf die erwähnte Abhandlung „Lebenswissenschaft und Bildung" (1930) verwiesen sei.

Zweites Kapitel

Grundlagen der organismischen Theorie

1. Einleitung

Es war vielleicht die bedeutungsvollste Wende in der ganzen Entwicklung des wissenschaftlichen Menschengeistes, als man, um einen hübschen Ausdruck SCHAXELS zu gebrauchen, zu Beginn der Neuzeit „das Anorganische entdeckte". Das Weltsystem des ARISTOTELES erblickte in jedem körperlichen Geschehen, in dem Fall des Steines, der nach seinem „natürlichen Ort" strebt, so gut wie im Lebensgeschehen der Pflanze und des Tieres, eine Form sinnvollen Handelns. Im Zeitalter der Renaissance trat die große Wandlung ein. Das Programm der modernen Naturwissenschaft, die Erscheinungen ursächlich, unter Ausschaltung zwecktätiger Kräfte, und mathematisch zu begreifen, wurde aufgestellt. Der nächste Schritt mußte sein, auch das Lebensgeschehen den Gesetzen der durch die Großtaten eines KOPERNIKUS, KEPLER und NEWTON mächtig aufstrebenden Physik unterzuordnen. Des DESCARTES berühmtes Aperçu von der bête machine gab die geistige Handhabe. Der volle Monismus der modernen Betrachtungsweise war nun erreicht; alles in der Welt sollte nach strengen, ursächlichen Gesetzen zugehen, die für den Eingriff zielstrebiger Kräfte nirgendswo ein Loch lassen. Doch freilich, die alte aristotelische Auffassung war zurückgedrängt, aber nicht tot. Gegenüber den Präformisten, nach denen schon im Ei ein winziger Mensch darinsteckt, der einfach wächst und so zum großen Menschen wird, lassen die Epigenetiker die Entwicklung durch einen aristotelischen „Bildungstrieb" erfolgen. Doch auch diese Reaktion des 18. Jahrhunderts bricht zusammen. Nachdem man geglaubt hatte, nur eine „Lebenskraft" könne die komplizierten Verbindungen des Organismus erzeugen, stellte im Jahre 1828 WÖHLER den Harnstoff als die erste, organische Verbindung synthetisch her. Die Meister der Physiologie, ein HELMHOLTZ, LUDWIG, DU BOIS-REYMOND lernen, dem großen Beispiel eines HARVEY folgend, die Funktionen des Körpers immer weitgehender physikalisch zu erklären. Nun erscheint DARWINS Lehre: an die Stelle des weisen Künstlers des ARISTOTELES, der den Organismus als sein kostbarstes Werk aus seinem Geiste entließ, tritt das blinde Walten der Notwendigkeit, die in buntem Kaleidoskopspiel die zweckmäßigen Gebilde der belebten Natur hervorzaubert. Doch auch dem Siegesrausch des Darwinismus folgte die Ernüchterung, und in neuer Form tritt die aristotelische Entelechie in der Lebenswissenschaft auf.

Über zwei Jahrtausende zieht sich also das sonderbare Schachspiel des biologischen Denkens. Vom frühesten Morgenrot der Wissenschaft bis in die geschäftige Gegenwart finden wir den Kampf jener beiden Anschauungen, die man traditionell als Mechanismus und Vitalismus bezeichnet.

2. Begriffsklärung

Wir haben festgestellt, daß die Biologie bei der Beschreibung der Lebenserscheinungen eigenartige Begriffe und Betrachtungsweisen anwendet, die verschieden sind von denen der physiko-chemischen Wissenschaften. Über die theoretische Erklärung ist damit noch nichts ausgemacht, und es scheint sich hier die Alternative zu ergeben, daß die Theorie des Lebens entweder durchgeführt werden kann mit den Erklärungsprinzipien, welche die physikalisch-chemischen Wissenschaften darbieten, oder aber mit eigenartig biologischen Erklärungsprinzipien.

Diese beiden Möglichkeiten pflegt man als „Mechanismus" und „Vitalismus" zu unterscheiden.

Nach der Auffassung des Mechanismus muß die Erklärung der biologischen Erscheinungen mit den Gesetzen der Physik und Chemie erfolgen. Bei konsequenter Durchführung des mechanistischen Postulats müßte also in Zukunft die Biologie als selbständige Wissenschaft überhaupt verschwinden und zu einem bloßen Teilgebiet der Physiko-Chemie werden. Nur insoweit diese Auflösung heute noch nicht vollzogen oder die Anwendung der physiko-chemischen Methodik noch nicht möglich ist, können wir von einer selbständigen biologischen Wissenschaft reden. So erscheint also der gegenwärtige biologische Betrieb, der in weitem Maße die mechanistische Forderung nicht erfüllt, als ein vorwissenschaftliches Provisorium, dessen fortschreitende Auflösung in die Physiko-Chemie das Ziel ist. Da der Mechanismus die biologischen Phänomene als prinzipiell (wenn auch längst nicht praktisch) vollständig durch die physikalisch-chemische Gesetzlichkeit erfaßbar annimmt, so können nach ihm die biologischen Geschehnisse nur hochkomplizierte Konstellationen von physikalischen und chemischen bedeuten. Im Gegensatz dazu leugnet die vitalistische Auffassung die Möglichkeit dieser Auflösung der Lebensvorgänge in Physik und Chemie; besondere, von allen physiko-chemischen verschiedene Prinzipien sollen in den Lebewesen wirksam sein, welche das Getriebe in ihnen zielstrebig ordnen und lenken. Entelechie heißt dies Prinzip bei Driesch, diaphysische Kräfte bei Reinke, Planmäßigkeit bei v. Uexküll, élan vital bei Bergson, einfach Seele bei den Psychovitalisten.

Nun liegt aber die Sachlage weit weniger einfach, als es nach dieser provisorischen Statuierung den Anschein haben könnte. Die Ausdrücke „Mechanismus" und „Vitalismus" sind nämlich außerordentlich vieldeutig, und diese Vieldeutigkeit hat in erster Linie das Meer von Tinte verschuldet, das heute über diesem Grundproblem der Biologie flutet. Bevor wir also in eine nähere Klärung des Problems eintreten, ist es unumgänglich, daß wir diese verschiedenen Bedeutungen kennen lernen und so vermeiden, aus

ihrer Verwechslung und Vermischung unberechtigte Schlüsse zu ziehen. Wir kennen in der Hauptsache die folgenden Bedeutungen des Wortes „Mechanismus“ [1]):

1. Mechanismus = Erklärung aus den Prinzipien der Mechanik im eigentlichen Sinn (Mechanik von Newton, Hertz). In diesem Sinn wird das Wort heute selten verwendet (z. B. von Cohen-Kysper, 1914).

2. Mechanismus = physiko-chemische Erklärung; der heute übliche Sinn des Wortes. — Der Gegensatz dazu wäre: spezifisch biologische Erklärung.

3. Mechanismus = Maschinentheorie. Dem Vorgehen der klassischen Physik folgend, wird getrachtet, das Lebensgeschehen in eine Summe isolierter, physiko-chemischer Vorgänge aufzulösen; als Hilfsvorstellung dieses Mechanismus nach 2. wird die Annahme eingeführt, daß diese Prozesse sich an einem Aggregat vorgebildeter Maschinerien vollziehen, aus dem der Organismus aufgebaut ist. Es sei indes schon hier betont, daß die Maschinentheorie, wenn auch die bis jetzt verbreitetste, so doch nicht die einzige Möglichkeit einer physiko-chemischen Theorie des Lebens ist; eine andere wird durch den modernen Gestaltmechanismus repräsentiert. Ebenso wie der Mechanismus als physiko-chemische Lebenserklärung durch die sofort zu beschreibende quaternio terminorum (s. u., 4.) „bewiesen“ wird, so liegt eine analoge Verwechslung beim „Beweise“ des Vitalismus vor: Driesch glaubt durch die Widerlegung der Maschinentheorie („Mechanismus“ nach 3.) auch jede Möglichkeit des „Mechanismus“ nach 2. (der physiko-chemischen Lebenserklärung) widerlegt zu haben — ein Fehlschluß „pars pro toto“. — Der Gegensatz der „Maschinentheorie“, bzw. der summativen Auffassung der Lebensvorgänge ist die „Systemtheorie“, welche den Organismus als einheitliches System auffaßt.

4. Mechanismus = kausale Erklärung schlechthin (Determinismus). Dieser Gebrauch des Wortes ist wenig zu empfehlen; denn auch der Vitalismus strebt ja eine kausale Erklärung (freilich mit nicht-physiko-chemischen Prinzipien) an, und wäre also nach dieser Definition „Mechanismus“. Dennoch ist dieser Wortgebrauch recht beliebt. Nach Roux z. B. bedeutet die „Entwicklungsmechanik“ die mechanistische, d. h. die kausale Erklärung der Ontogenese. Es ist darunter nicht die „Mechanik“ des Physikers zu verstehen, sondern nach Kant das „der Kausalität unterstehende Geschehen aller Arten, das Geschehen, das unter gleichen Bedingungen stets in gleicher Weise vor sich geht“ — wobei also übersehen wird, daß damit überhaupt kein Gegensatz zum Vitalismus gesetzt ist. Driesch führt ja seine Entelechie gerade zum Zwecke der kausalen Erklärung des Entwicklungsgeschehens, das ihm „mechanistisch“ (d. h. physiko-chemisch nach 2.) nicht voll verständlich erscheint, ein. Ebenso sind alle Vitalisten einig, daß das von ihren Vitalprinzipien verursachte

[1]) Die folgende Analyse des Begriffes „Mechanismus“ wurde konzipiert, ehe mir das ausgezeichnete Werk von Woodger (1929) bekannt wurde. Um so erfreulicher ist es, daß Woodger (P. II, Ch. V) durch eine sorgfältige Analyse der Anschauungen zahlreicher „Mechanisten“ zu einer ganz ähnlichen Übersicht der Bedeutungen des „Mechanismus“ kommt (nur unseren Punkt 5 führt er nicht explicite an).

Geschehen streng gesetzmäßig ist, unter gleichen Bedingungen stets in gleicher Form sich abspielt. Die Verwechslung der Bedeutungen 2. und 4. ist die Quelle zahlreicher Mißverständnisse. Durch eine Erschleichung identifiziert man kausale Erklärung mit physiko-chemischer. Man schließt: alle Wissenschaft muß kausal („mechanistisch") erklären, „also" ist die mechanistische (physiko-chemische) Erklärung die einzig mögliche. Es wird die logisch nicht zu rechtfertigende Voraussetzung gemacht, daß es nur eine Art von Kausalität, nämlich die physiko-chemische geben dürfe. Aber selbst der begeisterte Mechanist wird nicht behaupten wollen, daß etwa die Erscheinungen in unserer Seele nach physiko-chemischen Gesetzen ablaufen, wiewohl sie kausal verlaufen. Die Identifizierung von Kausalität mit physiko-chemischer Kausalität ist also sicher nicht berechtigt; gleichwohl spielt – wie zuungunsten der Logik der Biologie gesagt werden muß – diese mißverständliche quaternio terminorum, ausgesprochen oder unausgesprochen, bei der Rechtfertigung des Mechanismus die größte Rolle. Und noch in anderer Hinsicht ist die Definition des Mechanismus als kausaler Erklärung (d. h. als Determinismus) bedenklich. Wie sie einerseits zu weit ist, indem sie auch dessen Gegenteil: den Vitalismus, umfaßt, so ist es andererseits durch die neueren Entwicklungen sehr fraglich, ob sie gerade auf die Musterwissenschaft der Mechanisten, die Physik, anwendbar ist. Der Gegensatz des „mechanistischen" Geschehens in diesem 4. Sinn ist nicht der kausale Vitalismus, sondern vielmehr der Indeterminismus, zu welchem aber gerade die moderne Physik getrieben wird, indem in ihr statistische Wahrscheinlichkeitsgesetze an die Stelle deterministischer, „dynamischer" Gesetze treten. Woraus sich die sonderbare Sachlage ergibt, daß die Biologie „mechanistisch" in diesem 4. Sinn ist, die Musterwissenschaft der Mechanisten, die Physik, aber „vitalistisch" in einem Sinn, den der biologische Vitalismus noch kaum gewagt hat. Was jener Gleichstellung von „mechanistischer" mit „kausaler" Erklärung in Wirklichkeit zugrundeliegt, ist etwas ganz anderes: die kausale Erklärung nach dem „Mechanismus" unseres Punktes 4. kann entweder eine solche durch rein kausal wirkende Faktoren („vires a tergo") sein, oder eine solche durch kausal mit bewußter oder unbewußter Vorausschau des zu erreichenden Zieles wirkende Faktoren („vires a fronte"). Die Ablehnung dieser letzteren Möglichkeit ist es, welche dem angeführten Satze, Mechanismus sei „kausale Erklärung", eigentlich zugrundeliegt. Nur ist diese Formulierung sehr ungeschickt; denn „kausal" im Sinne des allgemeinen Postulats wirken selbstverständlich auch seelenähnliche, zielstrebige Faktoren. Wenn etwa der Ingenieur auf Grund seiner Vorstellung des Zieles, etwa der zu erbauenden Maschine, gewisse „Handlungen" vollführt, die ihn „zweckmäßig" zu diesem Ziele führen, so ist dies ganze Geschehen durchaus „kausal"; nur ist freilich diese Ereignisfolge nicht nur von den vorangegangenen, raum-zeitlichen Ereignissen bestimmt, sondern auch von der Vorstellung des zu erreichenden Enderfolges (wobei natürlich in dieser Betrachtungsweise die Möglichkeit einer psychophysischen Wechselwirkung vorausgesetzt ist). Man kann deshalb eine derartige Vorstellungsweise nicht einfach damit ablehnen, daß ein solches „finales"

Geschehen im Gegensatz zur Kausalität stehe, da es vielmehr selbst der Kausalität — wenn auch nicht der physikalischen — unterliegt; ebensowenig kann man sie aus der nicht zu rechtfertigenden Behauptung ablehnen, daß es nur eine einzige Art der Kausalität, nämlich eben die physikalische gebe. Was der Ablehnung derartiger zielstrebiger oder „vitalistischer" Faktoren in Wirklichkeit zugrunde liegt, ist vielmehr jenes Postulat des „Mechanismus", das wir als Punkt 5. behandeln werden: da man rein kausal wirkende Naturfaktoren mit den an die raum-zeitliche Materie gebundenen identifiziert, da weiters Faktoren, die das Geschehen in Voraussicht des Zieles ursächlich bestimmen, uns nur als willensähnliche und damit als der objektiven Natur gegenüber transzendente im Sinne des Punktes 5. bekannt sind, so bedeutet der Gegensatz des „Mechanismus" der Naturkräfte und des „Vitalismus" zielstrebiger Faktoren den Gegensatz der Erklärung raumzeitlichen Geschehens aus raumzeitlichen Ursachen und dessen Erklärung aus transzendenten Prinzipien. An diesem Punkte muß die Kritik des „Vitalismus" einsetzen — nicht aber kann diese Kritik irgendwie aus dem bloßen Kausalpostulat abgeleitet werden.

5. Mechanismus = Erklärung aus immanenten, der objektiven Natur angehörigen Prinzipien, oder: Erklärung der raum-zeitlichen Erscheinungen aus raum-zeitlichen Ursachen. Dies ist der wahre Gegensatz zum Vitalismus, der transzendente, unräumliche Faktoren einführt. Trotzdem ist auch dieser Wortgebrauch nicht zu empfehlen. „Mechanistisch" in diesem Sinne muß — wie in der Kritik des Vitalismus zu zeigen — jede Naturwissenschaft vorgehen. Man schließt nun: transzendente, vitalistische Faktoren darf es in der Naturwissenschaft nicht geben; „also" gibt es nur physiko-chemische Gesetzlichkeit. Die Zurückweisung des Vitalismus als unwissenschaftlich beweist aber noch keineswegs, daß die physiko-chemische Erklärung die einzig mögliche ist. Es wird dabei übersehen, daß eine nicht physiko-chemische (nicht mechanistische nach 2.) Erklärung keineswegs eine „vitalistische" zu sein braucht, die transzendente Faktoren einführt. Eine Erklärung, die objektiv ist, aber andere Begriffe als die physiko-chemischen gebraucht, ist durchaus denkbar und ihre Möglichkeit durch die Unwissenschaftlichkeit des Vitalismus keineswegs widerlegt. Hier wie in den übrigen, oben erwähnten Punkten liegt der Fehler darin, daß „Mechanismus" und „Vitalismus" als eine reinliche Disjunktion betrachtet wird, welche diese Begriffe in Wirklichkeit keineswegs bilden.

Zur Verwirrung des Problems hat weiter vor allem der Umstand beigetragen, daß häufig eine naturwissenschaftliche mit einer metaphysischen Fragestellung verwechselt wurde. Für den Naturforscher kann offenbar die Frage nur so lauten, welche Erklärungsprinzipien für das organische Geschehen notwendig und ausreichend sind; d. h., ob die physikalischen Hypothesen und Gesetze zum Zwecke der Erklärung des biologischen Geschehens ausreichen. Je nachdem wir auf diese Frage mit Ja oder Nein antworten, mögen wir uns „methodologische" Mechanisten oder Nicht-Mechanisten nennen. Sehr häufig wurde aber diese Frage verquickt mit einer anderen, nämlich mit der nach der letzten metaphysischen Wirklichkeit. Für den „metaphysischen" Mechanismus erscheint das „blinde

Spiel der Atome" als letzte Wirklichkeit, als der innerste Kern des organischen wie des anorganischen Geschehens. Der „Mechanismus" wird also zu einem metaphysischen Realismus, und zwar gewöhnlich zu einem mehr oder minder primitiven, der Entwicklungsstufe der Physik des 18. Jahrhunderts entsprechenden Materialismus. Umgekehrt setzt der Vitalismus einen Dualismus zwischen „blindrasenden Molekülen" und „zielstrebigen Lebensfaktoren" voraus. In diesem Sinne bedeutet der „Vitalismus" das logische Gegenstück des „metaphysischen Mechanismus"; in „methodologischer" Hinsicht aber sehen wir leicht ein, daß „Mechanismus" und „Vitalismus" gar nicht die reinliche Disjunktion bedeuten, die man fälschlich immer darin gesehen hat: wenn ein „Nicht-Mechanist" die Behauptung des methodologischen Mechanismus, daß zur Erklärung des organischen Geschehens die Hypothesen und Gesetze der Physik ausreichen, abstreiten würde, so ist offenbar damit noch keineswegs gesagt, daß die von ihm anzuwendenden Hypothesen und Gesetze „vitalistisch" im alten Sinn sein müssen, daß also angenommen werden müßte, daß im Lebendigen zielstrebige, psychische Faktoren „wirken". Eine „nichtmechanistische" Theorie, die dennoch keineswegs „vitalistisch" im üblichen Sinn des Wortes ist, erscheint logisch als durchaus möglich.

Wenn wir zu einer unvoreingenommenen Stellungnahme hinsichtlich des Problems von Mechanismus und Vitalismus gelangen wollen, so müssen wir uns klar werden, warum trotz den endlosen Auseinandersetzungen keinerlei Einigung erzielt wurde. Die Diskussionen darüber wurden zum größten Teil nicht wie leidenschaftslose Auseinandersetzungen über eine wissenschaftliche Theorie geführt, in der Absicht, herauszubekommen, was etwa in beiden Anschauungen berechtigt ist und was nicht, sondern eher nach der Art einer Fehde zweier religiöser Sekten, von denen jede von vornherein ihr dogmatisches Glaubensbekenntnis hat und einzig darauf bedacht ist, die Minderwertigkeit des Gegners zu beweisen.

Wir müssen uns darüber klar werden, daß auf naturwissenschaftlichem Boden der Streit zwischen einem dogmatischen Mechanismus oder Vitalismus unentscheidbar ist. Man kann nicht auf Grund der Tatsachen die Richtigkeit der einen oder die Falschheit der anderen Auffassung nachweisen, sondern man kann immer die vorliegenden Tatsachen im Sinn der einen oder der anderen deuten.

Sicherlich gehorchen die Lebensvorgänge in weitestem Maße den physiko-chemischen Gesetzen, unterliegen sie physiko-chemischen Einwirkungen. Daß das Lebensgeschehen durch die Spur eines Giftstoffes gehemmt oder aufgehoben werden kann; daß in „besinnungsloser Emsigkeit der Notwendigkeit" eine Mißgeburt, die im Naturverlauf entsteht oder durch ein Kunststück des Experimentators geschaffen wurde, ihren Leib weiterbaut; daß die Ausscheidung einer unintelligenten Drüse es bedingt, ob aus dem sich entwickelnden Menschenkind ein Genie oder ein Kretin wird; daß in diesen und abertausenden ähnlichen Fällen Erhaltung und Richtung des Lebensprozesses von dem Walten der physiko-chemischen Kräfte abhängt, und keine Entelechie, kein Lebensfaktor gegen sie aufkommt — das sind Tatsachen, an denen auch der begeistertste Vitalist

nicht zu rütteln vermag. Tatsachen, die freilich noch nie einen Vitalisten von seiner Anschauung abgebracht haben. Denn er antwortet: selbstverständlich ist meine Entelechie nicht allmächtig, ist in ihrem Wirken abhängig von den materiellen „Mitteln", die ihr zu Gebote stehen — sie kann ebensowenig auf einem zerstörten Organismus spielen, als Liszt auf einem entzweigeschlagenen Klavier zu musizieren vermochte. In anderen Fällen aber offenbart sich ihre Macht um so herrlicher, wo sie Leistungen vollbringt, die über diejenigen der Kräfte der unbelebten Natur unendlich hinausgehen, ja wo sie — im Gegensatz zu Liszt, der sich nicht selbst auf Klavierbau und -reparatur verstand — das wundervolle Instrument des lebendigen Körpers allererst erbaut und selbst nach schweren Störungen wiederherstellt. So wenig auf diese Weise der Mechanist den Vitalisten zu widerlegen vermag — so wenig kommt mit dem umgedrehten Argument der Vitalist gegen den Mechanisten auf. Wenn der erstere auf die grundlegenden Verschiedenheiten des Belebten und Unbelebten hinweist, so entgegnet der Mechanist, daß dieser Gegensatz auch von ihm zugegeben wird; er betont, daß er tatsächlich für zahlreiche Lebenserscheinungen Analoga im Unbelebten angeben könne; und selbst wo er dies nicht kann, beweist das nichts für die Anschauung seines Gegners: daß im Lebendigen Besonderheiten auftreten, die im Anorganischen nicht vorkommen, geht einfach darauf zurück, daß es eben dort nirgendswo ähnliche physikochemische Bedingungen gibt — unendlich komplizierte, kolloidale Systeme aus Proteinen, Enzymen u. s. f. — wie sie in der lebenden Materie gegenwärtig sind; die Prozesse im Organischen sind darum die gleichen wie im Anorganischen, nur bedingt durch die besondere Natur des Systems.

Um hier zu einer Klärung zu gelangen, ist hervorzuheben, daß jeder Versuch einer „apriorischen" Entscheidung abzulehnen ist. Das durch die Ausdrücke des „Mechanismus" und „Vitalismus" außerordentlich unscharf gekennzeichnete Problem ist ein rein natur- und spezialwissenschaftliches, und es geht keineswegs an, es auf Grund philosophischer „Standpunkte" apriorisch entscheiden zu wollen. Diese selbstverständliche Forderung wurde bei den Disputen darüber immer wieder übertreten. So behauptet z. B. der Neufriesianer apriori, daß es nur „mechanistische" Erklärungen geben dürfe; der Positivist meint, daß nur die „mechanistische" Erklärung des Machschen Ökonomieprinzips entspreche; der Materialist, daß selbstredend das Lebendige nur eine Kombination physiko-chemischer Ereignisse sei, weil ja nur „Atome und Moleküle" „wirklich real" sind; der Dualist, daß die Biologie nach psychologischen Prinzipien aufzubauen sei, da es ja „neben" der Materie noch Seele gebe u. s. f. Alle derartigen Einstellungen sind völlig sachfremd und beruhen auf einer unzulässigen petitio principii. Was die Biologie für Erklärungsprinzipien anwenden muß, das kann uns ausschließlich die biologische Forschung selber lehren; Erkenntnistheorie und Metaphysik haben weder ein Recht noch eine Möglichkeit, einer Einzelwissenschaft vorzuschreiben, welcher Art die von ihr benötigten Hypothesen und Gesetze sein müssen oder dürfen, sondern die Einzelwissenschaft hat diese Hypothesen und Gesetze nach ihren eigenen Bedürfnissen zu bilden; hinterher mag der Erkenntnistheoretiker

und Metaphysiker sehen, wie er sich mit den aus den Notwendigkeiten des Einzelgebietes gewonnenen Erklärungsprinzipien abfindet.

Wenn wir die Sachlage unvoreingenommen überblicken, so sehen wir einerseits, daß die physiko-chemische Erforschung des Lebendigen zu einer ungeheuren Fülle von Einsichten geführt hat, andererseits aber, daß die Forderung, daß die biologischen Erklärungen nur physiko-chemisch „sein dürfen" und „sein können", jedenfalls im Gegensatz zu dem tatsächlichen Vorgehen der Biologie steht. Tatsächlich werden in der Biologie fortwährend Methoden angewendet, die nicht physiko-chemisch sind; Beschreibungen, die nicht in physiko-chemischen Ausdrücken erfolgen, Theorien, die eben „biologisch" und nicht physiko-chemisch sind.

Die Behauptung des methodologischen Mechanismus kann also nur besagen, daß alle jene biologischen Ausdrücke schließlich auf physiko-chemische (oder allgemeiner, physikalische) „reduziert" werden müssen. Der Mechanismus verweist selbstverständlich auf die lange Reihe seiner Triumphe und gibt der Hoffnung Ausdruck, daß die heute noch offen bleibenden Rätsel der organischen Welt in Zukunft ebenso auf Physik und Chemie zurückgeführt werden können, wie es bereits mit so vielen anderen Rätseln geschehen ist. Und in der Tat bildet vielleicht das stärkste Argument gegen den Vitalismus sein ständiger Rückzug vor dem Fortschritt der Forschung. Immer wieder verwechselte er das augenblickliche Fehlen einer physiko-chemischen Erklärung für bestimmte Lebensvorgänge mit deren prinzipieller, physiko-chemischer Unerklärbarkeit — und mußte, als die Forschung jedesmal die von ihm behaupteten Grenzen der Erklärung überschritt, sich auf weiter rückwärts liegende Positionen zurückziehen. „Historisch steht außer allem Zweifel fest, daß der Mechanismus bislang eine ganze Reihe von Erfolgen, der Vitalismus ebenso viele Niederlagen zu verzeichnen hat" (Bavink). Die alten Vitalisten etwa behaupteten, „niemals" werde es gelingen, organische Verbindungen ohne Beihilfe der Lebenskraft zu erzeugen; da stellte Wöhler künstlich den Harnstoff her; dann wurde die Fermentation als vitaler Vorgang angesehen, bis man die Fermente isolieren lernte. Später hat man z. B. die Irreversibilität des Lebensvorganges, die Produktion optisch aktiver Verbindungen, die Abhängigkeit des Lebensgeschehens nicht nur vom Anfangs-, sondern auch vom Endzustand, die sog. „nostalgia" des Lebendigen und so manches andere als spezifisch vitale Besonderheiten angesehen; jedesmal aber mußte man erleben, daß sich früher oder später für derartige Erscheinungen physiko-chemische Erklärungen darboten, oder daß Analogien im Anorganischen nachgewiesen wurden (Beispiele bei Bavink, 1930, S. 281ff., 296; Needham, 1927, S. 31ff.). Nicht minder spricht gegen den Vitalismus, daß die Meinungen der Vitalisten weit darüber auseinandergehen, was „noch mechanistisch" sei und was nicht mehr (vgl. Sapper, 1928, S. 62ff.).

Selbstverständlich kann keiner die ungeheuren Erfolge des Mechanismus abstreiten. Dennoch ist das Postulat des methodologischen Mechanismus zweischneidig. Wenn wir mit dem Willen an die Lebenserscheinungen herantreten, in ihnen nichts als physikalische und chemische Gesetzlichkeiten aufzufinden, so führt uns das sehr leicht dazu, alle biologischen

Probleme nicht zu sehen, ja zu leugnen, die sich mit den augenblicklichen Denk- und Experimentalmethoden der Physiko-Chemie nicht behandeln lassen. Es ist dabei in keiner Weise ausgeschlossen, daß gerade das biologisch Wesentliche übersehen wird; denn auch bei wohlwollendster Beurteilung muß doch stark bezweifelt werden, ob die maschinelle Anwendung der von der gegenwärtigen „anorganischen" Physiko-Chemie gelieferten Mittel zu einer völligen Aufhellung des Lebensproblems genüge. Beispiele für diese Gefahr lassen sich aus der Literatur leicht in beliebiger Anzahl anführen[1]). Wollen wir aber eine theoretische Biologie begründen, so dürfen wir keineswegs vor diesen Problemen die Augen verschließen, sondern müssen sie im Gegenteil klar herausarbeiten und zur Grundlage unserer ganzen Darstellung machen. Ein andersartiges Vorgehen verhindert eine theoretische Klärung der biologischen Probleme und damit letzten Endes auch ihre eventuelle Eingliederung in das System der physikalischen Theoretik. Gleichgültig also, ob „letzten Endes" die Reduktion der Lebenserscheinungen auf die physikalische Gesetzlichkeit möglich ist, dürfen wir nicht mit einer postulatorischen Einstellung anfangen, wie die biologischen Dinge „sein müssen", sondern nur mit dem ehrlichen Bestreben, festzustellen, wie die Dinge wirklich sind, und adäquate Theorien und Erklärungen für sie aufzustellen.

In diesem methodologischen Sinn hat der Vitalismus historisch sicher seine Meriten. Er hat immer wieder auf die Unauflösbarkeit bestimmter Lebensvorgänge mit den Mitteln der augenblicklichen Physik und Chemie hingewiesen, und bewahrt so vor dem Fehler des Mechanismus, das Gebäude der wissenschaftlichen Biologie allzufrüh abgeschlossen zu vermeinen, sondern reizt zu immer neuem Fortschritt der Forschung.

Wir können also zusammenfassen, daß Mechanismus und Vitalismus als dogmatische Lehren auf einer Prophezeiung beruhen, deren Berechtigung nur ein weit vorgeschritteneres Stadium unserer Wissenschaft beurteilen könnte. Alle Erwägungen über in ferner Zukunft bestehende „Möglichkeiten" oder „Unmöglichkeiten" haben nur subjektive Bedeutung. Die Hoffnung auf zukünftige Möglichkeiten der physiko-chemischen Erklärung der Lebensvorgänge ist nichts weniger als ein „Beweis" für die Richtigkeit der mechanistischen Anschauung, solange diese Möglichkeiten eben nicht als physikalische und chemische Formeln fertig dastehen. Umgekehrt hilft es uns nichts, das Unvermögen der heutigen Physik und Chemie zur Erklärung gewisser, komplexer Lebensphänomene als einen „Beweis" des Vitalismus hinzustellen. Wenn uns ein System hinsichtlich seiner physiko-

[1]) Beispiele dafür sind etwa, wenn NEEDHAM das doch offensichtliche Problem der organischen Ganzheit überhaupt nicht als wissenschaftliche Frage gelten läßt; wenn LOEB aus gewissen Massenrelationen bei der Regeneration des *Bryophyllums* schließt, daß damit bereits das Regenerationsgeschehen als „bloß physiko-chemisch" nachgewiesen sei, ohne zu bemerken, daß das große Problem der Formgestaltung dadurch überhaupt nicht berührt wird; wenn für die Kolloidchemiker das Protoplasma „ein Sol", die Chromosomen „Koagulate" sind, ohne daß sie sich fragen, wie eine kolloidale Lösung die vitale Ordnung der Prozesse leisten, wie ein Koagulat den von der Genetik gestellten Anforderungen über die Chromosomen entsprechen soll u. s. f.

chemischen Struktur noch so unvollständig bekannt ist wie das lebende, so vermag niemand zu sagen, ob gewisse seiner Besonderheiten aus dieser Struktur erklärbar sind oder nicht.

„Mechanismus" und „Vitalismus" als dogmatische Lehren sind also nicht Theorien, die auf Grund eines bestimmten Tatsachenmaterials als wahrscheinlich hingestellt werden können, sondern vielmehr Ausdrücke der ungeduldigen Erwartung über die Zukunft der Wissenschaft. Letzten Endes sind Mechanismus wie Vitalismus durch unkontrollierbare, aprioriische Voraussetzungen bestimmt, die nicht in den Ergebnissen der biologischen Forschung, sondern im Subjektiven wurzeln. Das hauptsächliche Motiv des Mechanismus ist das Bestreben nach der „Einheitlichkeit des Naturbildes", welches durch den Vitalismus bedroht erscheint. Aber die Einheitlichkeit des Naturbildes ist nicht ein Beweis für die Richtigkeit der mechanistischen Anschauung, sondern ein Postulat. Ob dieses Postulat aber wirklich durchführbar ist, das können wir apriori gar nicht entscheiden, sondern darüber kann uns nur die Forschung selbst Aufschluß geben. Auf vitalistischer Seite aber haben wir als Hauptmotiv das Bestreben, auch das untermenschliche Organische mit einem dem unseren vergleichbaren Innenleben zu begaben. Zwischen der „Zweckmäßigkeit" und „Ganzheitlichkeit" im seelischen und kulturellen Leben einerseits, im organischen andererseits scheint so viel Verwandtes zu bestehen, daß auch diesem Postulat eine gewisse Überzeugungskraft nicht abzusprechen ist. Die letzte Grundlage der beiden Anschauungen sind also nicht erkenntnismäßige Beweise, sondern willensmäßige Motive; Grundlagen also, welche durch die Tatsachen weder bewiesen noch widerlegt, in deren Sinn vielmehr Tatsachen gedeutet werden können und wohl auch in Zukunft immer Tatsachen deutbar sein werden.

Vielleicht dürfen wir noch eines anmerken. Der Unterschied zwischen Mechanismus und Vitalismus besteht letzten Endes in der Lage der Schnittlinie, durch welche er die Natur in „zwei Reiche" zerlegt. Der Mechanismus in seinem Bestreben, die Biologie auf Physik und Chemie zurückzuführen, beseitigt die Grenze zwischen Physik und Biologie, und muß darum — da ja offenbar das Psychologische nicht auf „Bewegungen von Atomen" zurückführbar ist — eine scharfe Grenze zwischen Biologie und Psychologie ziehen. Der Vitalismus aber erklärt das biologische Geschehen mit Hilfe psychologischer Kategorien, und zieht also Biologie und Psychologie zu einem einheitlichen Reiche zusammen — folgerichtig muß er eine scharfe Grenze zwischen Biologie und Physik aufrichten. Der Wissenschaftslogiker kann aus diesem Verhältnisse dreierlei ablesen: erstens, daß es eigentlich gar nicht richtig ist, wenn der Mechanismus als „monistisch", der Vitalismus als „dualistisch" bezeichnet wird; beide Anschauungen sind dualistisch, nur die Lage der gezogenen Grenzlinie verschieden. Zweitens, daß es offenbar außerwissenschaftliche Motive sind, durch welche der einzelne veranlaßt wird, die Grenzlinie hier oder dort zu ziehen. Und endlich drittens und vor allem, daß eigentlich keine der beiden Anschauungen wirklich „biologisch" denkt, daß jede von ihnen sich an einer nicht-biologischen Wissenschaft, sei es Physik, sei es Psychologie, orientiert.

Die aprioristischen Formulierungen des Mechanismus und Vitalismus stellen also kein naturwissenschaftliches Problem dar. Vom naturwissenschaftlichen Standpunkt ist nur eine Frage möglich und ersprießlich:

inwiefern nämlich die möglichen Anschauungen sich als Voraussetzungen einer Theorie der Lebenserscheinungen bewähren. Zu diesem Zwecke haben wir die hier hauptsächlich möglichen Behauptungen mit den aus einer unbefangenen Beschreibung des Lebensgeschehens abgelesenen, wesentlichen Kennzeichen desselben zu vergleichen, und mit aller Vorsicht abzuwägen, ob und inwiefern sie zu deren theoretischer Erklärung beitragen oder nicht. So bescheiden dieses Vorgehen gegenüber den großzügigen Versuchen, ein für allemal „den Mechanismus" oder „den Vitalismus" zu „beweisen" oder zu „widerlegen", auch aussehen mag, so erlaubt es uns dennoch, gewisse der hier bestehenden Möglichkeiten als sicher nicht zum Ziele einer theoretischen Biologie führend auszuschalten und zwischen den übrig bleibenden, wenn nicht mit absoluter Gewißheit, so doch mit Wahrscheinlichkeit eine Entscheidung zu fällen.

Zu diesem Zwecke ist aber noch etwas erforderlich: es hat gar keinen Sinn, zu fragen, ob „der Mechanismus" oder „der Vitalismus" recht hat, denn diese Ausdrücke sind viel zu verschwommen und vieldeutig, um eine wissenschaftliche Entscheidung zuzulassen, und die bestehenden Möglichkeiten viel reicher, als in dieser törichten Alternative zum Ausdruck kommt. Es dürften wohl in der Frage „Mechanismus oder Vitalismus" hauptsächlich die folgenden Anschauungen möglich und verbreitet sein:

A. Eine Erklärung des Organischen ist möglich durch dessen Auflösung in voneinander unabhängige und darum isolierbare Teile (Teilgeschehnisse).

1. Die Gesetze des Organischen sind die physiko-chemischen Gesetze; d. h. das organische Sein und Geschehen wird vollkommen erklärt, indem die einzelnen Teile und Vorgänge physiko-chemisch bekannt sind.

a) Zur Erklärung des Organischen ist bloß die Kenntnis der Gesetze der Physik und Chemie notwendig; das organische Geschehen läßt sich in nach den physikalischen und chemischen Gesetzen verlaufende Einzelreaktionen auflösen; eine besondere Theorie des Organischen ist überflüssig.

b) Zur Erklärung des organischen Geschehens ist außer den physiko-chemischen Gesetzen noch die Kenntnis der (gleichfalls physiko-chemischen) Struktur des Organischen notwendig; das organische Geschehen ist auflösbar in physiko-chemische Einzelvorgänge, die an einer Summe von vorgebildeten Maschinerien ablaufen (Maschinentheorie des Lebens).

2. Wiewohl im Organischen im weiten Ausmaße die physiko-chemischen Gesetze gelten, erfassen diese doch nicht das spezifisch vitale Sein und Geschehen; dieses muß vielmehr dahin erklärt werden, daß die isolierbaren Einzelteile und Vorgänge durch einen besonderen, außerhalb der materiellen Natur stehenden Faktor in bestimmter („zweckmäßiger", „ganzheitlicher") Weise gelenkt werden (Vitalismus).

B. Eine Erklärung des Lebendigen ist nicht möglich durch dessen Auflösung in voneinander unabhängige und isolierbare Teile (Teilgeschehnisse).

1. Die Gesetze des Organischen sind physiko-chemisch; sie bedeuten eine Anwendung der physikalischen und chemischen System- oder „Gestalt"gesetze (Theorie der physischen Gestalten).

2. Die Gesetze des Organischen sind gegenüber denen der anorganischen Physiko-Chemie spezifisch, indem das Organische eine besondere Art von „Gestalt" höheren Niveaus bedeutet, welche durch die aus dem Anorganischen bekannten Beziehungen nicht vollkommen ausgeschöpft wird; wohl aber kann angenommen werden, daß die Gesetze dieser „Physik des Organischen" letzthin ebenso auf die physikalischen

Elementargesetze reduzierbar und aus ihnen ableitbar sind, wie die Gesetzlichkeiten der übrigen physikalischen Gebiete (Theorie einer organischen Physik).

3. Die Gesetze des Organischen sind nicht zurückführbar auf die Letztvoraussetzungen der Physik; deshalb, weil das Geschehen im Organischen (gleichgültig, ob in ihm nach Annahme B. 1 lauter anorganische, oder auch nach B. 2 spezifisch organische Beziehungen vorliegen) einen dermaßen hohen Grad von Komplikation und Individualität erreicht hat, daß wir uns mit einer gegenüber der physikalischen Statistik selbständigen Statistik höherer Ordnung begnügen müssen (Theorie der biologischen Unbestimmtheit).

Aus allen diesen Erwägungen geht wohl hervor, daß das Wort „Mechanismus" in allen Fällen, wo es auf genauere Begriffsbestimmung ankommt, oder wo sich Mißverständnisse einstellen können, vermieden werden sollte. Wir werden es künftig als kurzes Schlagwort nur dort anwenden können, wo es entweder auf genauere Bestimmungen nicht ankommt oder wo durch den Zusammenhang klar ersichtlich ist, was damit gemeint werden soll.

Diese Übersicht erhebt natürlich nicht den Anspruch, alle überhaupt bestehenden Möglichkeiten zu erfassen; wir können nicht voraussehen, ob nicht zukünftige Entwicklungen der Wissenschaft uns ganz neue theoretische Möglichkeiten eröffnen werden. Unsere Aufgabe kann aber nur sein, die heute überblickbaren Möglichkeiten einer Theorie des Lebens zu prüfen, und diese dürften wohl ziemlich vollständig zusammengefaßt worden sein. Im Verlaufe unserer Untersuchungen werden diese Anschauungen näheren Kommentar erfahren; es ist nun unsere Aufgabe, sorgfältig die einzelnen der hier vorliegenden Möglichkeiten an Hand der unbefangenen Beschreibung des organischen Geschehens zu prüfen.

3. Kritik des (älteren) Mechanismus[1])

a) Die summative Betrachtungsweise

Das grundlegende Prinzip des „Mechanismus" in seiner praktisch bisher fast ausschließlich angewendeten Form ist die summative Betrachtungsweise, die er dem Lebendigen gegenüber in Anwendung bringt. Chemie und Physik geben das Vorbild. Die Chemie zerlegt den Körper in einfache Bestandteile, Moleküle, Atome, Elektronen; der Physiker betrachtet den Sturm, der den Baum umreißt, als die Summe der Bewegungen aller Luftteilchen, die Wärme eines Körpers als die Summe der Bewegungsenergien der Moleküle u.s.f. Ganz ähnlich versuchte auch die bisherige, physiko-chemische Erforschung des Lebendigen, es in elementare Teile und Vorgänge aufzulösen.

In dem in der älteren Physiologie viel gebrauchten Begriff der „lebenden Substanz" spricht sich die Anschauung aus, daß die stoffliche Grundlage des Lebens, nicht anders wie ein beliebiger Stoff aus der unbelebten Welt, eine analysierbare, chemische Verbindung oder eine Mischung solcher Verbindungen sei, und daß die vollkommene chemische Kenntnis der „lebenden Substanz" uns die Eigenschaften des Organismus begreiflich machen würde.

[1]) A. 1. a und b nach Übersicht S. 46.

Ganz allgemein können wir die Methodik der physiko-chemischen Erforschung des Lebensgeschehens dahin charakterisieren, daß stets irgendein bestimmter Stoff oder Vorgang aus dem Getriebe des Lebendigen herausgegriffen und physiko-chemisch analysiert wird; so stellt z. B. der Biochemiker fest, daß das Protoplasma aus den und den Eiweißstoffen, Kohlehydraten, Fetten, Lipoiden u.s.f. besteht; er gibt uns die Formel für jeden einzelnen dieser Stoffe an; er untersucht die Wirkungsweise irgendeines Enzyms und vermag uns, wenn es gut geht, eine chemische Formel für den von ihm katalysierten Prozeß hinzuschreiben; der physikalische Chemiker untersucht den Einfluß irgendeines Ions auf den kolloidalen Zustand der Zelle und ist befriedigt, wenn er diesen vollkommen zu durchschauen vermag.

Dieselbe Betrachtungsweise liegt auch in der herkömmlichen, mechanistischen Erforschung jener Lebensgebiete vor, die schrittweise immer weniger den physiko-chemischen Methoden derzeit erschließbar sind. Den deutlichsten Ausdruck erfuhr das summative Programm in der Theorie vom „Zellenstaat", in dem Versuche, den lebendigen Körper in ein Aggregat von selbständigen Bausteinen, die Gesamtleistung des Körpers in Zellleistungen aufzulösen (z. B. Verworn, 1917).

Die klassische Ausprägung erfuhr die mechanistische Theorie in der heute aufgegebenen Maschinentheorie Weismanns, die im Keim eine Summe von Entwicklungsmaschinchen für die einzelnen Organe annahm, die sich unabhängig voneinander entfalten und so den Organismus bilden.

Die Vererbungslehre betrachtete bis vor kurzem[1]) den Körper als ein bloßes Aggregat von Eigenschaften, zurückgehend auf ein ebensolches Aggregat von Anlagen, Genen in der Keimzelle.

Diese Auffassung deckt sich mit der des Darwinismus und der Selektionslehre, die gleichfalls den Körper in einen Komplex von Eigenschaften auflöst, die einen nützlich, die andern schädlich, wobei diese Eigenschaften (resp. die ihnen zugrunde liegenden Anlagen) sich unabhängig voneinander verändern und so der natürlichen Zuchtwahl Gelegenheit geben, in günstiger Richtung abgeänderte Individuen allein am Leben und zur Fortpflanzung gelangen zu lassen.

So betrachtete die Physiologie das Organische als ein Aggregat von Zellen und Prozessen, die Entwicklungsmechanik als ein Aggregat von Determinanten, die Vererbungslehre als ein Aggregat von Genen, der Darwinismus als ein Aggregat von Eigenschaften. In letzter Linie trachtet der Mechanismus, die Tätigkeit des Gesamtorganismus in einzelne, physiko-chemische Vorgänge aufzulösen. Und es ist eine weitverbreitete Anschauung, daß mit der vollkommenen Kenntnis sowohl der Stoffe als auch der Vor-

[1]) Schon hier sei freilich angemerkt, daß die neuere Entwicklung der Vererbungslehre immer mehr die Abkehr von der summativen Betrachtungsweise vollzieht: während der ursprüngliche Mendelismus jedes Merkmal durch ein Gen im Keim repräsentiert sah, so setzt sich heute immer mehr die Annahme durch, daß jedes Gen letzten Endes auf den Gesamtorganismus wirkt, und daß umgekehrt für das Zustandekommen einer Eigenschaft nicht ein einzelner Faktor verantwortlich ist, sondern daß dazu das Zusammenwirken vieler Erbfaktoren notwendig ist.

gänge im Organismus das Lebensproblem prinzipiell gelöst, also eine besondere Biotheorie überflüssig würde.

Die Notwendigkeit dieses „analytischen" Vorgehens, in welchem man die einzelnen Teilprozesse des Lebensgeschehens feststellt, die großen Erfolge, die man auf diesem Wege erzielt hat, liegen auf der Hand. Erinnern wir z. B. auf dem Gebiete der Stoffwechselforschung an die moderne Enzymchemie oder an die Analyse von Atmung und Assimilation durch Warburg, auf dem Gebiete der Entwicklungsphysiologie an die Aufdeckung der verschiedenen Teilprozesse des Geschehens durch Spemann und die ihm folgenden Forscher, auf jenem der Reizphysiologie an die Blaauwsche Theorie der Tropismen, so sehen wir, wie die experimentelle Kausalanalyse zu immer tieferen Einsichten in das Gewirr der Lebensprozesse gelangt. Die Frage muß aber aufgeworfen werden, ob dieses „analytische" oder „summative" Vorgehen allein zur Lösung der biologischen Probleme ausreicht.

Um festzustellen, ob die gekennzeichnete Anschauung dem Lebendigen gerecht wird, haben wir sie mit den Tatsachen zu vergleichen, wie die hypothesenfreie, unvoreingenommene Beschreibung des Lebendigen sie darbietet, und nachzusehen, ob sie uns eine befriedigende Erklärung für diese Tatsachen liefert. Da kann es uns nicht entgehen, daß sich der summativen Auflösung des Lebensgeschehens sowohl die stoffliche Grundlage des Lebens, wie auch die biologischen Vorgänge entschieden widersetzen. Schaxel hat dies Moment sehr klar ausgedrückt:

„Die augenfällige Grenze der energetischen (mechanistischen) Auffassung liegt in der Feststellung, daß lebende Stoffe und Lebensvorgänge als solche niemals gegeben sind, sondern lediglich im Zusammenhang mit einem individualen Organismus vorkommen. Der Physiker kann schlechthin vom freien Fall, der Chemiker von Schwefelsäure sprechen, der Biologe aber nicht ohne weiteres, sondern nur mit Vorbehalten von Erregung, vom Protoplasma handeln. Wenn nun die bloße Betrachtung der Erscheinungen lehrt, daß es Lebenssubstanzen und -vorgänge schlechthin nicht gibt, und auf den Organismus verweist, so führt sie aus dem Bereiche heraus, in dem die nichts als energetische Auffassung möglich ist. Der Rest nicht mehr erfaßten Materials wird Gegenstand von Begriffen, die einer von Grund auf anders gearteten Auffassung als der energetischen eigentümlich sind" (1922, S. 240f.).

Der Physiker geht aus von den Einzelkomponenten, der Biologe aber muß den Organismus als Ganzen berücksichtigen.

Das gilt erstens für die materielle Grundlage des Lebens. Wir erkennen zunächst, daß es „lebende Substanz" nicht gibt. Es gibt keine „Löwen-" oder „Hunde-", keine „Hand-" oder „Darmsubstanz", wie es Wasser, Natronsalpeter, Kaliumpermanganat als homogene, chemische Substanzen gibt. Das halbe Kilo Blei, das wir von einem ein Kilo wiegenden Block abschneiden, zeigt genau dieselben Eigenschaften und Reaktionen wie der ganze Block; das Stück Fleisch, das wir einem Vielzeller, das Stück Protoplasma („Lebenssubstanz"), das wir einem Einzeller abschneiden, verliert die Lebenseigenschaften und geht zugrunde.

Das, was man als „lebende Substanz" bezeichnet, ist ein unendlich kompliziertes Gefüge chemischer Verbindungen. Auch wenn wir jeden der den Organismus aufbauenden Stoffe aufs Genaueste kennen würden

und herstellen könnten, so könnten wir doch nimmermehr die Lebenseigenschaften des Stoffwechsels, der Reizbarkeit u.s.f. aus den Eigenschaften der den Organismus zusammensetzenden chemischen Verbindungen, die ja für sich die Lebenseigenschaften nicht zeigen, sondern „tot" sind, erhalten.

So wenig wir durch die Summierung der Eigenschaften organischer Verbindungen die Lebenseigenschaften erhalten, so wenig kann uns die Analyse des Lebendigen eine Lösung des Lebensproblems bieten. Das eigentlich Lebendige können wir niemals chemisch analysieren, sondern immer nur das Abgetötete. Schon HEIDENHAIN (1907, S. 33) sagte vollkommen richtig: „In neuerer Zeit hat sich überall die Erkenntnis Bahn gebrochen, daß die Eiweißkörper, welche die Chemie darstellt, nur Trümmer des Protoplasmas sind. Das Protoplasma als lebender Körper ist einer direkten chemischen Analyse nicht fähig." Wir können dabei vollkommen die Frage dahingestellt lassen, ob die Einzelstoffe, in die der Chemiker das Protoplasma zerlegt, schon in derselben Weise im lebenden Organismus gegenwärtig waren, oder ob sie Kunstprodukte darstellen. Man betont (z. B. EHRENBERG, 1925, S. 44), daß die Eiweißkörper strukturchemisch keinen Anhaltspunkt dafür bieten, daß ihre Atomgruppierung erst im Tode entstanden sein könnte, und daß die Erscheinungen beim Eintritt des Todes keineswegs einem chemischen Zusammenbruch gleichen; im letzteren Fall mußte im Augenblick des Todes freie Energie auftreten, die als Wärme zu messen wäre — was nicht der Fall ist; in der Tat tritt ein Zusammenbruch der chemischen Strukturen ein, aber erst geraume Zeit nach dem Tode, unter allmählichem Beginn und mit steigender Geschwindigkeit, und er ist eine Aufspaltung des bekannten, „toten" Eiweißmoleküls, nicht etwa seine Entstehung[1]). Gerade wenn wir aber annehmen, daß der Tod die einzelnen Verbindungen, woraus das Lebewesen besteht, nicht einschneidend verändert, so daß uns also die chemische Analyse tatsächlich mit den „Bausteinen" des Lebendigen bekannt macht, so wird nur um so deutlicher, daß die Grundlage des Lebens nicht chemisch ausgedrückt werden kann.

Kurz und einfach können wir mit WOODGER (1929, S. 263) diese Grenze der chemischen Betrachtungsweise als die der „Organisation" bezeichnen. Ein Eisenklumpen wird durch die chemische Formel vollständig definiert; bildet das Eisen aber eine Maschine, so können wir diese — wiewohl das Eisen noch immer auf dieselbe Weise chemisch analysierbar ist — nicht mehr mit chemischen Begriffen vollständig beschreiben; denn sie hat eine „Organisation" über dem chemischen Niveau. Dasselbe gilt für den Organismus.

---

[1]) Die obigen Sätze beruhen auf den MEYERHOFschen Feststellungen, daß bei Abtötung von Erythrozyten keine Wärmetönung auftritt. Neuerdings glaubt LEPESCHKIN (1930) bei Abtötung von Hefezellen und Blutkörperchen eine Wärmeproduktion nachgewiesen zu haben, die unter Berücksichtigung des hohen Molekulargewichts von Hämoglobin diejenige mancher Explosivstoffe übertreffen soll. Die Frage ist also ungeklärt.

Selbstredend können wir die Annahme nicht ausschließen, daß diese „Organisation" letzten Endes eine vorläufig unanalysierbare Kombination physikalischer und chemischer Faktoren sei; aber das eine dürfen wir mit Sicherheit behaupten, daß, wenn wir auch die Einzelstoffe im Organismus vollständig kennen würden, dies Problem der Organisation, die gerade das Wesentliche am Leben ist, noch immer nicht gelöst wäre — deshalb, weil diese Untersuchung eben von ihr abstrahiert.

Die analoge Betrachtung können wir auch für die Lebensvorgänge anstellen. Niemand bezweifelt wohl mehr, daß die einzelnen Vorgänge in den Organismen einer restlosen, physiko-chemischen Erklärung zugänglich sind. Denken wir nur daran, daß die meisten der einst für spezifisch vital angesehenen Vorgänge nicht nur ihrer physiko-chemischen Auflösung entgegengehen, sondern sich sogar an toten Modellen nachahmen lassen. Die Enzyme leisten ihre zerlegende Tätigkeit ebensowohl im Reagenzglas wie im Verdauungssystem des lebenden Tieres. Das Atmungsphänomen läßt sich an nicht mehr lebenden Teilen von Organismen wie auch an anorganischen Modellen mit allen Besonderheiten nachahmen. Die Vorgänge der Stoffaufnahme und -abgabe sind in weitem Maße einer Nachahmung an anorganischen Modellen, wie auch der physiko-chemischen Erklärung zugänglich.

Es besteht für uns keine Notwendigkeit, uns mit einer ausführlichen Schilderung der allbekannten „Lebensanalogien" aufzuhalten (zusammenfassende Darstellung bei Rhumbler, 1923). Es ist nicht schwer, die Grenzen derselben einzusehen. Erstens hat das Material, aus welchem diese Nachahmungen aufgebaut sind, fast niemals irgendeine Ähnlichkeit mit den Stoffen, die wir als notwendige Grundlage des Lebens kennen; sie sind in ihrer stofflichen Zusammensetzung höchst einfach, während wir das Leben an ein ungeheuer verwickeltes Gefüge heterogener Stoffe gebunden finden. Übereinstimmung besteht nur in den grob-mechanischen Verhältnissen, durch die keineswegs die Identität der bedingenden Ursachen nachgewiesen ist. So sind in vielen Fällen die Bewegungen, z. B. bei den flüssigen Kristallen — bedingt durch die homogene gegenüber der heterogenen Struktur — sicher ganz andere wie im Organismus und sogar bei den besten Fällen, z. B. den „Chloroformamöben", ist zweifelhaft, ob und inwieweit die in den Modellen wirksamen Kräfte (Oberflächenspannung) auch den organischen Reaktionen zugrunde liegen. Oder der einfache Wachstumsvorgang der Traube-Zellen hat sicher kaum etwas mit den verwickelten Vorgängen zu tun, die auch bei Geltung des Mechanismus in der wirklichen Zellteilung vorliegen müssen. Zweitens stellen alle bis jetzt hergestellten „Nachahmungen" stabile Bildungen aus homogenem Material dar, während die Organismen labile Bildungen aus heterogenem Material bedeuten. Eine Analogie fehlt also gerade für das am meisten kennzeichnende Merkmal des Lebens, den Stoffwechsel. Drittens endlich können wir wohl Analogien für einzelne Teilerscheinungen des Lebens angeben, während aber gerade das Wesen des Lebendigen die Ordnung vieler verschiedener Prozesse ist.

Wenn also die Einzelvorgänge im Lebendigen prinzipiell keine anderen sind, als solche im Anorganischen, so besteht doch schon für die oberflächliche Betrachtung ein offensichtlicher Unterschied zwischen Leben und Tod, Lebensvorgängen und Vorgängen an totem Material. Die Charakteristik des Lebens liegt nicht in irgendeiner Besonderheit einzelner Lebensvorgänge, wohl aber in der bestimmten Ordnung aller dieser Vorgänge untereinander.

„Die Vorgänge, die sich am Leichnam eines Hundes abspielen, sind nicht nur im einzelnen andere, als diejenigen, die im Körper eines lebenden Hundes vor sich gehen, sie sind auch zusammen nicht mehr als eine gewisse Menge oder Gesamtheit von Vorgängen innerhalb eines Köpers, den wir nur wegen seiner Abgrenzung gegen die Außenwelt noch einen Körper nennen, durchaus dem auf dem Wege liegenden Stein (z. B. einem Stück Granit) zu vergleichen, an dem ebenfalls eine gewisse Menge von verschiedenen Vorgängen (der Verwitterung) stattfindet. Die Vorgänge im Körper des lebenden Hundes bilden eine Ganzheit, zu der jeder Vorgang dadurch, daß er in dieser bestimmten Weise verläuft, beiträgt" (Ungerer, 1922, S. 75f.).

J. Schultz hat dies Ordnungsmoment des Lebendigen sehr hübsch zum Ausdruck gebracht:

„Labile Stoffe zersetzen sich; brennbare verbrennen gelegentlich; Katalysatoren bringen die trägen Prozesse in Gang. Daran ist noch nichts Außergewöhnliches. Daß aber die ‚Dissimilation' die Gestalt des immerfort von ihr benagten Leibes nicht zersprengt, sondern im Gegenteil mittelbar erhält: das macht sie zum ‚organischen' Vorgang. Daß der beständig glimmende Brand in unseren Geweben den Bau nicht angreift; daß also jedes Tier und jede Pflanze einer aus Heizmaterial konstruierten und dennoch unablässig arbeitenden Dampfmaschine gleicht: dadurch zeichnet die Atmung vor den gewöhnlichen Oxydationen sich aus. Ebenso wäre die Exkretion eine osmotische Erscheinung wie andere mehr: wenn nicht die Drüsen gerade das entließen, was den Aufbau des Lebewesens stört, zurückhielten, was ihn fördert. Die Bewegungen der Pflanzen und der niederen Tiere können wir unschwer als Reaktionen auf Reize deuten; und wer einen scharfen Trennungsstrich quer durch die Tierwelt vermeiden will, faßt so auch die ‚spontanen' Bewegungen letztlich auf; ihm sind sie ‚Hirnreflexe', sehr kompliziert freilich, aber nicht eigentlich wesensverschieden von den einfachen Reflexen, die auf äußere Anregung hin eintreten. Nun denken wir uns eine ‚tote' Reflexmaschine hergestellt; sie müßte mit Spannkräften geladen sein; schon leise Eingriffe also wären imstande, heftige Bewegungen auszulösen; ein besonderer Apparat sorgte für immer neue Aufspeicherung potentieller Energie. Wodurch unterschiede sich ein solcher Mechanismus grundsätzlich vom Lebewesen, die Einwirkung auf ihn vom Reize, seine Bewegung von der organischen? Dadurch, daß alle Reaktionen der Organismen mittelbar oder unmittelbar zur Erhaltung gegebener oder Herstellung geforderter Gestalt dienen" (1929, S. 2ff.). Schultz hat für diesen regulatorischen Charakter des Lebendigen den Begriff der „Typovergenz" geprägt.

Diese Geordnetheit der Prozesse zur Erhaltung des Ganzen (mit deren Beschreibung sich, wie wir gesehen, eine eigene Abteilung der Biologie, nämlich die mit ganzheitlichen Betrachtungsweisen arbeitenden Forschungszweige, beschäftigt) ist keine vitalistische Hypothese, kein Anthropomorphismus, kein Scheinproblem, sondern eine einfache Tatsache, die uns das Recht gibt und die Pflicht auferlegt, eine Erklärung für sie zu suchen. Mit ihr ist der Biologie das grundlegende Problem gestellt.

Es ist aber ohne weiteres klar, daß die chemische Formel, die physikalische Erklärung, die wir für die Einzelvorgänge geben, uns über die Ordnung der Prozesse untereinander nichts verraten kann, die wir im lebenden Organismus — im Gegensatz zur Leiche — vorfinden. Warum das Zusammenpassen der einzelnen Vorgänge kein wissenschaftliches Problem sein soll, ist nicht einzusehen; dann wird aber die theoretische Biologie offenbar noch etwas mehr geben müssen, als die physiko-chemische

Erklärung der Einzelvorgänge. Durch die letztere erfahren wir über das eigentlich Vitale nichts — so wenig als uns die bloßen Energiegleichungen über die zweckmäßige Leistung einer Rotationsmaschine etwas verraten, oder als eine BEETHOVENsche Symphonie mit den quantitativen Methoden des Physikers, durch die Messung der Höhe der Einzeltöne, in ihrem eigentlichen Wesen erkannt werden kann.

Die Analyse und physiko-chemische Erklärung der Einzelerscheinungen im Organismus genügt also nicht zur Grundlage der theoretischen Biologie, da sie gerade für das wesentliche Kennzeichen des Lebendigen, die Ordnung der Stoffe und Vorgänge, keine Erklärung und keine Möglichkeit gibt, Gesetze für dies Verhalten aufzustellen. Die Annahme, daß durch die bloße Kenntnis der Physiko-Chemie der Stoffe und Vorgänge des Organismus die Biologie zu einem Teilgebiet der Physiko-Chemie und eine besondere Lebenstheorie überflüssig würde, ist verfehlt.

b) Die Selbstwidersprüche im Mechanismus

Ein physiko-chemisches Geschehen, der Fall eines Ziegelsteines etwa, der einen Menschen erschlägt, die Reaktion zweier chemischer Substanzen, die Ausbreitung des Schalles u. dgl. ist dadurch gekennzeichnet, daß es ursächlich bedingt ist und jeder Charakterisierung als eines „zweckmäßigen", auf ein Ziel gerichteten Vorganges entbehrt. Die Beseitigung der teleologischen Betrachtungsweise, wie sie seit ARISTOTELES üblich war, und deren Ersatz durch die kausale wurde alle Zeit als die eigentliche Tat in der Begründung der Physik betrachtet.

Die Folgerung, die sich daraus für eine mechanistische Biologie ergibt, welcher die Physik die Musterwissenschaft bedeutet, liegt auf der Hand. Wenn freilich die Ausschaltung der Zweckmäßigkeit dem Anorganischen gegenüber nicht schwer fällt, so sind hier beim organischen Geschehen größere Hemmungen zu überwinden; denn jahrhundertelang hat man von der „Zweckmäßigkeit" der Organismen gesprochen. Wie sich die kritische Biologie diesem Problem gegenüber einzustellen hat, wurde bereits erörtert. Wir haben gesehen, daß sich erstens bei der einfachen, hypothesenfreien Kennzeichnung der Lebenserscheinungen der ganzheitliche Aspekt unwiderstehlich aufdrängt und die Beschreibung dieser Zusammenhänge große Wissenschaftsgebiete, physiologische Anatomie, Ökologie, Pathologie, in Anspruch nimmt; zweitens, daß der anthropomorphistische Begriff der „Zweckmäßigkeit" besser durch den der „Ganzheit" und ihrer Erhaltung ersetzt wird.

Vom Standpunkt der herkömmlichen, physikalischen Naturbetrachtung ist die Frage nach dem „Zweck" offenbar nicht zu rechtfertigen. Trotzdem finden wir die sonderbare Tatsache, daß der Mechanismus fortwährend teleologische Begriffe gebraucht, wiewohl sein physiko-chemisches Programm ihm dies mit aller Entschiedenheit verbietet. So aufdringlich ist die „Zweckmäßigkeit" der Organismen, daß sich ihr niemand, auch der eingefleischte Mechanist nicht, zu entziehen vermag.

So sagt z. B. der Mechanist PLATE: „Ein Tier oder eine Pflanze darf ebenso wie ein Gemälde oder eine Maschine nicht nur als ein Komplex physiko-chemischer Prozesse betrachtet werden, sondern sie müssen daneben biologisch als zweckmäßig konstruierte Glieder in der Kette des Naturganzen aufgefaßt werden." Mit Recht erwidert SCHAXEL: „Diese Naturbetrachtung ist von der des Physikers verschieden." Oder PLATE an anderer Stelle: der Biologe „muß sich stets Rechenschaft davon ablegen, ob ein Organ, eine Struktur oder ein organischer Prozeß für das Leben des Organismus von Bedeutung ist oder nicht. Sobald der Naturforscher den Zweck eines Organs erkannt hat, fühlt er sich befriedigt, denn eine solche Erkenntnis hat einen erklärenden Charakter" (1914, S. 35, 38, 102 u. s. f.), worauf SCHAXEL mit Recht entgegnen kann: „Die Frage nach Zweck und Ziel wird ohne Nachweis ihrer grundsätzlichen Berechtigung und unbekümmert um erkenntniskritische Bedenken beantwortet, dem Lebendigen wird eine Sonderstellung der unbelebten Natur gegenüber verliehen" (1922, S. 163ff.). Nichtsdestoweniger nennt sich PLATE einen Mechanisten, erkennt nicht, daß die (darwinistische) Teleologie bereits einen Gegensatz gegen die physikalische Naturbetrachtung und damit gegen den Mechanismus bedeute, glaubt, im Selektionsprinzip, das ja eben auf dieser teleologischen Anschauungsweise beruht, eine „mechanische Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit" zu besitzen. Ähnliche Beispiele ließen sich beliebig anführen.

So gibt es für die Notwendigkeit „teleologischer" Betrachtungsweise in der Biologie eigentlich gar keinen besseren Beweis — als die Schriften der Mechanisten. Alle Kritiker haben mit Recht eingewendet, daß der Mechanismus, zumal in seiner sozusagen landläufigen, populären Fassung, fortwährend Begriffe gebraucht, die seiner eigenen Forderung, daß für das Anorganische und Organische dieselben Betrachtungsweisen gelten, grundlegend widersprechen. So sagt SCHAXEL:

„Bedenklich erscheinen der grundlegenden Forderung sicher nicht entsprechende Ausdrücke und Auffassungen, welche sich allenthalben inmitten der angeblich nichts als mechanistisch sein wollenden Biologie tummeln. Mit welchem Recht spricht der Mechanist von Anpassung und Zweckmäßigkeit, von Individualität, vom Ganzen und seinen Teilen, von der Einheit, Organisation, von Harmonie, Regulation, Aktivität, Autonomie, schließlich vom Organismus überhaupt?" (1923, S. 156ff.). Ähnlich konstatiert UNGERER, „daß ein Teil der Begriffe, mit denen die Lösung der wichtigsten Probleme der Physiologie in Angriff genommen wird (z. B. der Potenz, der Funktion u. a.), von einem Schwanken zwischen kausaler und teleologischer Bedeutung nicht frei sind"; er will allen Kausalforschern zum Bewußtsein bringen, „daß zahllose, täglich gebrauchte Ausdrücke, wie Regeneration, Kompensation, Adaptation, Pathologie nur als Ausdruck einer Ganzheitsbeziehung überhaupt einen Sinn haben" (1919, S. 32ff., 246).

So operiert der Forscher mit Ausdrücken, die dem physikalischen Geschehen gegenüber anzuwenden sinnlos wäre. Es ist eine entscheidende Widerlegung des Mechanismus, daß sich in sein eigenes System Begriffe einschleichen, die dem Lebendigen eine Sonderstellung gegenüber dem Anorganischen einräumen, die es nach seinem eigenen Prinzip nicht haben darf.

c) Der Organismus als Maschine

Es war der große französische Philosoph René Descartes, welcher um die Mitte des 17. Jahrhunderts einen Gedanken in die Naturwissenschaft einführte, der bis heute grundlegend geblieben ist: nämlich das Wort von der bête machine, von der Maschine Tier. Um auch das Leben den Gesetzen der jungen, mächtig aufstrebenden Physik unterzuordnen, faßte Descartes den Organismus als eine Maschine auf, unendlich komplizierter zwar, doch durchaus vergleichbar jenen Maschinen, welche der Mensch herstellt. Freilich war Descartes noch nicht ganz konsequent. Gläubiger Sohn der Kirche, zog er der physikalischen Erkenntnis der Natur noch eine Grenze: nämlich beim Menschen, der nicht wie die Tiere eine bloße Maschine sein, sondern freien, der Naturgesetzlichkeit nicht unterliegenden Willen besitzen sollte. Der Aufklärung war es vorbehalten, auch diese Grenzlinie zu vernichten. Es war der Chevalier Julien de la Mettrie, der Genosse eines Diderot, Holbach, d'Alembert, der im Jahre 1748 den homme machine der Maschine Tier des Descartes an die Seite stellte. Die gesamte Lebewelt, der Mensch eingeschlossen, erscheinen nur als höchst komplizierte Maschinen, nicht durch besondere Kräfte und Fähigkeiten vom Unbelebten unterschieden.

Selten hat ein philosophisches Aperçu auf das naturwissenschaftliche Denken einen so gewaltigen Einfluß ausgeübt, wie jenes des Descartes von der bête machine. Die physiko-chemische Erklärung läßt uns — wie wir gesehen haben — gerade hinsichtlich der Grundprobleme des Lebendigen, der Organisation seiner Stoffe und der Ordnung seiner Vorgänge, im Stich. Um diese zu erklären, müssen wir eine über die bloße, physiko-chemische Untersuchung hinausgehende Theorie über die Struktur des Lebendigen einführen. Die bis in die letzte Zeit einzige Theorie nun, welche der Mechanismus zu diesem Zweck besaß, war die Maschinentheorie. Eine Maschine ist ja, wie wir schon bemerkten, ein „organisiertes" Ding; und ebenso wie in der Maschine das Geschehen durch ihre Konstruktion geordnet und gelenkt wird, aber alle Prozesse rein physiko-chemisch verlaufen, so wäre es auch in der Maschine Organismus, deren Leistung freilich nicht die Erzeugung irgendeines Produkts, sondern die Erhaltung der Maschine selbst ist.

Es gibt in der Geschichte der Wissenschaft und der Philosophie kaum eine unglücklichere Vorstellung als jene der „bête machine" des Descartes; keine, die mehr zu einer verschrobenen Auffassung des ihr zugrundeliegenden Problems führte und dessen eigentliche Bedeutung mehr verfälschte. Man darf sagen, daß die Maschinentheorie zwar einerseits heuristisch sich als brauchbares Instrument zur Erforschung der organischen Einrichtungen erwies, theoretisch jedoch eine geradezu verheerende Wirkung auf die Entwicklung der Biologie besaß: sie bewirkte, daß der Forscher, in ihr befangen, sich noch heute mit scholastischen Scheinproblemen abquält, während sie auf der andern Seite verhinderte, daß die eigentlichen Probleme der organischen Natur überhaupt gesehen wurden.

Erst die allmähliche Zersetzung der Maschinentheorie, wie sie sich heute vollzieht, hebt die Lähmung des biologischen Denkens auf, wie jenes cartesianische Aperçu sie verursachte.

Es leuchtet ein, daß die Bezeichnung des Organismus als einer „Maschine" eine fragwürdige Metapher darstellt. „Maschinen", deren Wirkungsweise darauf hinausläuft, sich selbst zu erhalten, zu wachsen, sich zu entwickeln, sich fortzupflanzen, sich zu regenerieren und anzupassen, die ohne Beteiligung lebender Wesen zustande kommen — das sind jedenfalls Gebilde, die keine Ähnlichkeit mit den Maschinen unserer Technik aufweisen (vgl. Wagner, 1923, S. 244ff.; Woodger, 1929a, S. 240ff.).

Was die Maschinentheorie unbrauchbar macht, ist der Umstand, daß sie gar nicht geeignet ist, die Durchführung des mechanistischen Postulats in der Biologie zu ermöglichen, sondern vielmehr stets zu ganz anderen Vorstellungsweisen hindrängte. Die Mechanisten vergessen, daß jede Maschine für einen bestimmten Zweck konstruiert ist, und daß sie den Maschinenbauer voraussetzt, der sie ersonnen und ausgeführt hat; auf den Organismus läßt sich der Maschinenbegriff überhaupt nicht sinnvoll anwenden. Angesichts jeder Maschine fragen wir nach Zweck und Zweckmäßigkeit — jene Betrachtungsweise, welche der kausal-physikalischen Naturerklärung entgegengesetzt und verhaßt ist, und die sie eben mit Hilfe jenes problematischen Begriffs der organischen Maschine zu beseitigen glaubt. Weiter behandelt die Energetik wohl die Leistungen von Maschinen, nicht aber ihre Entstehung; es bleibt die Frage nach dem Erbauer und Leiter der Maschine offen (Schaxel, 1922, S. 245). Für den alten Descartes war die Vorstellung der bête machine durchaus sinnvoll. Tierchen und Pflänzchen, meinte er, sind Maschinen, die von der göttlichen Vernunft so wundersam zweckmäßig eingerichtet wurden. Die moderne Naturwissenschaft hat das Schöpfungsdogma beseitigt — was soll aber die organische Maschine, wenn wir keinen Ingenieur haben, der sie erbaut? Lokomotiven oder Taschenuhren pflegen nicht von selbst in der Natur zu wachsen — und die unendlich komplizierteren, organischen „Maschinen" sollten es ja?

Über diesen „Schluß auf den Techniker", wie Schultz (1929, S. 130) dies Argument nennt, vermag der Mechanismus nicht hinwegzukommen. Es ist bezeichnend, das der eben genannte, feinsinnigste der modernen Mechanisten denselben voll anerkennt und sich vor ihm nur durch die Annahme der kosmischen Ewigkeit der Lebens„maschinen" zu retten weiß. Umgekehrt aber wird von den Vitalisten die Annahme, daß der Organismus eine „Maschine" sei, gerade zum Beweis ihrer Anschauung benutzt:

„Denn damit sind alle Theorien, die den Aufbau eines Lebewesens aus den anorganischen Gesetzen der Physik, der Chemie und der allgemeinen Mechanik ableiten wollen, von vornherein abgewiesen. Denn es wäre unmöglich, mit allen Hilfsmitteln der Physik und Chemie eine spezielle Maschine zu konstruieren, wenn man jenen immanenten Faktor außer acht läßt, der den Kern aller Maschinen, mögen sie selbst lebendig sein oder die Erzeugnisse lebender Wesen sein, ausmacht — nämlich den ‚Bauplan'" (Uexküll, 1928, S. 104).

In ähnlicher Weise führt Wagner (1923, S. 49ff.) aus, wie z. B. in der Wasserbewegung oder der Kohlenstoffsynthese der Pflanze die Gesetze der Physik und Chemie aufs raffinierteste ausgenützt sind; daß aber die Pflanze die dazu nötigen, unendlich komplizierten Bedingungsgesamtheiten, „Maschinen" schafft, das gehe auf eine besondere, „technische", psychische Kausalität zurück. So gewährleistet also die Maschinenvorstellung die Durchführung des mechanistischen Postulats nicht nur nicht, sondern führt sogar zu der entgegengesetzten, vitalistischen Anschauung.

Die Maschinentheorie ist aber nicht nur logisch bedenklich, sie ist zweitens auch sachlich unhaltbar. Über allem Zweifel steht freilich, daß es in den Organismen zahlreiche feste Einrichtungen gibt, durch die sie auf einen bestimmten Einfluß mit einer stereotypen Reaktion antworten, und die wir metaphorisch als „Maschinenbedingungen" bezeichnen können. Jedoch können wir diese festen „Maschinen"strukturen nicht mehr für grundlegend für das Leben halten, seitdem die moderne Forschung Regulationen in ungeahntem Maße nachgewiesen hat. Die freiwirkende „Fähigkeit zum Ganzen" erscheint allenthalben als das Primäre, die Erstarrung zur „Maschine" als das Sekundäre. Das gilt z. B. in der Entwicklung für die Regulations- und Mosaikkeime. Ähnlich sind im Verhalten der Tiere die starren Tropismen, z. B. der Insekten, das Sekundäre, die schmiegsame Reaktion (nach dem Prinzip von trial and error, etwa bei den Infusorien) das Primäre. Dasselbe finden wir endlich auch bei uns selber: die Mechanisierung unserer geistigen Aktivitäten ist stets das Sekundäre. Natürlich sind beide Extreme durch alle Zwischenstufen verbunden; ganz ohne strukturelle „Bindungen" wird ein organisches System nicht möglich sein und umgekehrt werden auch die allerstarrsten und „maschinellsten" Reflexe und Instinkte stets noch in gewissem Grade plastisch und regulationsfähig sein. Die Unhaltbarkeit einer Maschinentheorie haben wohl Driesch's „Vitalismusbeweise" ein für allemal dargelegt. Die beiden ersteren zeigen für die Entwicklung (aus der Analyse harmonisch-äquipotentieller Systeme) und die Vererbung (aus der Genese komplex-äquipotentieller Systeme) die Unmöglichkeit einer maschinellen Grundlage, indem eine Maschinenstruktur bei Teilung nicht ganz bleiben kann („stereometrisches Argument" nach Schultz, 1929, S. 31f.); das dritte widerlegt die Maschinentheorie aus den beiden Grundmomenten der Handlung: der „Individualität der Zuordnung" und der „historischen Reaktionsbasis". Es sei freilich wiederholt, daß die Widerlegung der Maschinentheorie keineswegs schon jede physiko-chemische Erklärung des Lebens als unmöglich erweist.

Die allgemeinste Grenze der Maschinentheorie können wir etwa folgendermaßen formulieren: eine Maschine kann nur für bestimmte Fälle gerüstet sein, auf bestimmte Eingriffe reagieren; sie kann nicht zweckmäßig auf Anforderungen reagieren, auf die sie nicht vorgesehen ist („Argument der Anpassung" nach Schultz). Die Maschinentheorie erklärt die zweckmäßigen Reaktionen als physiko-chemische Abläufe an vorgebildeten Mechanismen, die durch den Reiz ausgelöst werden. Der Heliotropismus

der *Porthesia*-Larven nach Loeb, die zuerst in positivem Tropismus die jungen Zweigspitzen aufsuchen und abnagen, später in negativem die tiefer gelegenen Blattmassen (so daß in verblüffender Zweckmäßigkeit der Tropismus die Larven immer zur Nahrungsquelle hinführt) wird z. B. durch einen sich durch die erstmalige Nahrungsaufnahme umstimmenden Mechanismus gedeutet. Der Wunderprozeß der Ernährung setzt den Mechanisten nicht in Erstaunen: die Lebensmaschine ist eben so konstruiert, daß sie auf jeden Nahrungsstoff mit den entsprechenden chemischen Reaktionen antwortet, und daß in komplizierten Kettenreaktionen ein Mechanismus den anderen auslöst.

Was die erste der oben erwähnten Grenzen anlangt, so sehen wir z. B. in den Driesch schen Regulationen auf ganz beliebige Eingriffe stets die gleiche, typische Reaktion erfolgen; ebenso sind auch Instinkte, selbst Reflexe (vgl. Bleuler, 1931, S. 23) in mehr oder weniger weitem Umfange plastisch und nicht so, als wären sie Abläufe an einem starren Mechanismus. Hinsichtlich der zweiten Grenze aber müssen wir erstens annehmen, daß jene „Mechanismen" im Laufe der Phylogenese allererst einmal entstanden sind — ein Vorgang, den Detto (1904) zum Unterschied von den „Ökologismen", den Vorgängen an vorgebildeten Mechanismen, als „Ökogenese" bezeichnete; und andererseits können wir auch im Bereiche unserer Erfahrung die Entstehung neuer Reaktions„mechanismen" gelegentlich feststellen („Lernen" schon bei niederen Tieren). Die Neuschaffung zweckmäßiger „Mechanismen" macht die Anschauung unmöglich, daß alle organischen Reaktionen durch bloße Auslösung präexistierender „Mechanismen" zustande kommen.

Diese prinzipiellen Andeutungen mögen vorläufig genügen. Tatsächlich hat sich die Maschinentheorie gegenüber allen näher analysierten Lebenserscheinungen (es sei nur an die Widerlegung der Weismann schen Maschinentheorie der Formbildung, der Loeb schen Tropismentheorie erinnert) als unzureichend erwiesen; die nähere Ausführung gehört in den speziellen Teil unserer Untersuchung.

Aus dem Gesagten geht wohl hervor, daß wir überhaupt nicht von einer Maschinen„theorie" des Organischen sprechen können, sondern höchstens von einer Maschinenfiktion. Wir unterschätzen keineswegs den Wert bildhafter Fiktionen in der Wissenschaft; aber gerade an dieser Stelle können wir uns mit einer solchen nicht zufrieden geben. Es wäre sehr schlecht um die theoretische Biologie bestellt, wenn sie uns zur Erklärung gerade des grundlegenden Lebensproblems, der Ordnung der Stoffe und Vorgänge, überhaupt keine Theorie zu bieten vermag, sondern nur eine logisch wie sachlich problematische Allegorie des 17. Jahrhunderts.

d) Die Selektionstheorie

In den Annalen der Philosophie treibt ein sehr merkwürdiger Vierfüßler sein Unwesen. Als der Darwinismus in seiner höchsten Blüte stand, da wählte man, um das zufällige Zustandekommen des Sinnvollen im Reiche des Lebens zu veranschaulichen, das folgende geschmackvolle Beispiel.

Man denke sich ein Schwein, das mit seinem Rüssel in einem Haufen Buchstaben wühlt. Durch die Wühlarbeit des Tieres entstehen alle möglichen Buchstabenkombinationen. Unendlich lange werden das Ergebnis dieser Tätigkeit nur sinnlose Zusammenstellungen sein; das philosophische Schwein hat aber Zeit und wühlt durch alle Ewigkeiten. Und siehe da: es wird schließlich der Moment eintreten, wo, zufällig zusammengewürfelt, Goethes Faust in Erscheinung tritt, der also sein Dasein nicht sinnvollem Denken verdankt, sondern der einzigen Großmacht: sa sacré majesté le hazard.

Der Mechanismus beantwortet die Frage nach dem Erbauer der organischen Maschine mit Darwins Selektionstheorie durch die zufällige Entstehung, Auslese und Summierung einzelner Abänderungen. Wir haben hier nicht die Bedeutung des Selektionsfaktors in der Entwicklung überhaupt zu untersuchen. Es ist — speziell auf Grund der Ergebnisse der modernen Mutationsforschung — als sicher anzusehen, daß der Selektion bei der Entwicklung neuer Arten innerhalb eines gegebenen Bauplans eine wichtige Rolle zukommt. Für uns handelt es sich hier jedoch um das Problem, ob die organische Ganzheit selbst als durch zufällige Abänderung und Auslese zustande gekommen gedacht werden kann. Die Schwierigkeiten dieser Auffassung scheinen äußerst groß.

„Zweckmäßigkeit" ist das Leitwort des angeblich mechanistischen Darwinismus; aber welcher Physiker nimmt dies Wort jemals in den Mund? Während die Biologie mechanistisch zu sein vorgibt, bleibt sie in den Nützlichkeitsbetrachtungen des Darwinismus in Utilitarismus, d.h. in einer niedrigen Form der Teleologie stecken. Dies naive, von der Naturbetrachtung des Physikers durchaus verschiedene Werturteil kommt z.B. bei Plate zum Ausdruck, wenn er als Grund, weswegen wir nicht dem Anorganischen gegenüber von „Anpassung" sprechen können, angibt, „daß wir mit dem Worte Anpassung ein Werturteil verbinden. Der Begriff des Vorteils oder Nutzens läßt sich auf die leblose Materie nicht übertragen, weil hier kein Zustand höher bewertet werden kann als ein anderer" (1914, S. 102).

Wenn versucht wird, diesen subjektiven Charakter der Nützlichkeitsbeurteilung dadurch zu vermeiden, daß an die Stelle des Begriffs der „Nützlichkeit" etwa mit Roux der der „Dauerfähigkeit" gesetzt wird, so ist zu bemerken, daß der Selektionismus gar nicht die organische Ganzheit erklärt, sondern sie vielmehr in den Lebensfunktionen der Organismen schon voraussetzt. Nur dadurch, daß sie „ganzheitserhaltende" oder „dauerfähige" Wesen sind, können die Organismen um ihr Dasein miteinander kämpfen. Der Darwinsche Zufall bedeutet nichts anderes als den Verzicht auf die Einsicht in die Gesetze der Entwicklung der organischen „Zweckmäßigkeit". Davon, daß wir in der Selektion „eine mechanische Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit" (Plate) besäßen, kann keine Rede sein.

Es besteht für uns keine Notwendigkeit, den schon unendlich oft durchwühlten Acker der Selektionslehre nochmals zu durchpflügen; bloß ein einziges Moment wollen wir herausgreifen. Besonders Jordan (1929,

S. 351ff.) hat darauf hingewiesen, daß DARWIN induktiv an Formveränderungen arbeitete, die sich auf kleine Abänderungen von Eigenschaften, z. B. die Länge eines Organs, die Farbe u. s. f. beschränken. Er hat die gefundenen Resultate deduktiv übertragen auf etwas ganz anderes als Eigenschaften, nämlich auf das Entstehen bestimmter Systeme, und hat so vollständig den prinzipiellen Unterschied zwischen einer Eigenschaft und einem Teil übersehen. Wollen wir DARWINS Gedankengänge auf das Entstehen von Organsystemen anwenden, so müssen wir diese in viele kleine Teile zerlegen können, jeder Teil so klein, daß wir sein zufälliges Erscheinen als zufällige Variation verstehen können, doch müssen diese Teile an und für sich Selektionswert haben. Z. B. für ein akkomodierendes Auge sind folgende Teile typisch: eine weiche Linse, eingeschlossen in einer Kapsel, diese durch einen Kranz von Fasern gespannt, die Fasern an einem Ziliarkörper festsitzend, an diesem Muskeln inserierend, die mit ihm einen ganz bestimmten Winkel bilden, ein Nerv, der von einem bestimmten Zentrum die akkomodierenden Impulse zum Muskel leitet, und zu diesem Zentrum Nerven aus der Retina führend, so daß die Bildschärfe reflektorisch durch die Spannung des Akkomodationsmuskels eingestellt werden kann. Jeder dieser Teile ist typisch, darf nicht fehlen, und ist isoliert sinnlos. Würde ein Teil als Variation auftreten, z. B. ein Muskel ohne regulierende Nervenverbindung, er wäre einer Geschwulst zu vergleichen, bedeutete keine Überlegenheit des Besitzers über die anderen. Der Darwinismus der Organsysteme gründet sich so auf eine Summe von Krankheiten und nicht auf eine Summe von nützlichen Abänderungen. In einem komplizierten System allseitig ambozeptorartig verbundener Faktoren ist die Einfügung durch Zufall ausgeschlossen.

JORDAN gibt noch eine Reihe ähnlicher, hübscher Beispiele. Bei der Spinne sind Spinndrüsen, Spinnwarzen, Weberklauen, die eigenartige Beweglichkeit des Hinterleibes, Webeinstinkt, Forminstinkt, Organe und Instinkte der Nahrungsaufnahme zu einem untrennbaren Ganzen verbunden; außerhalb dieses Zusammenhanges sind die einzelnen Faktoren sinnlos und ohne die Gesamtheit dieser Teile kann die Spinne nicht leben. Oder eine Mücke zeigt den Zusammenhang zwischen den Teilen ihrer Organe und den Teilen der Tiere, von deren Blut sie lebt. Lokomotions- und Sinnesorgane, die das Aufsuchen und Stechen des Wirtstieres ermöglichen, der enorm komplizierte Stechapparat, müssen alle nebeneinander gegeben sein, allein auch sie genügen nicht. Eine Mücke würde nicht Blut saugen können, solange ihr der Speichel fehlt, der Säugetierblut ungerinnbar macht. Ihr Saugapparat würde schnell durch das Gerinnsel verstopft sein. Alle spezifischen Organteile des Blutsaugers folgen wiederum dem, was wir das Alles- oder Nichtgesetz der biologischen Faktoren nennen könnten: nur gemeinsam können sie etwas leisten, gemeinsam müssen sie aufgetreten sein.

„Wenn neue Arten durch Zufall und Auslese gebildet werden müssen, so hat man mit einer ungeheuren Zahl von Varianten oder Variantenmöglichkeiten zu rechnen, von denen fast alle ungünstig sind; denn die mechanistische Variabilität ist für eine Pluseigenschaft nicht geringer als für eine Minuseigenschaft, aber der Minusmöglichkeiten sind unendlich viele, der Plusmöglichkeiten nur wenige. . . . In jedem komplizierten Mechanismus kann blindes Hantieren nur stören“ (BLEULER, 1931, S. 29, 48). Die Bildung einer neuen Form verlangt aber meist die Änderung nicht bloß eines einzigen Merkmals, sondern einer ganzen Menge in Körperbildung, Chemismus, Instinkten

usw. Bleuler hat annäherungsweise berechnet, daß die Wahrscheinlichkeit einer zufälligen Entstehung der richtigen Lage von Cornea, Linse, Glaskörper und Retina höchstens $1 : 10^{42}$ beträgt. Für die Entstehung eines ganzen, „zweckmäßig" eingerichteten Organismus durch Zufall wäre das zu multiplizieren mit Tausenden von Brüchen ähnlicher Größenordnung für jedes Organ. Weitere derartige Wahrscheinlichkeitsrechnungen bei Bleuler, 1931. Natürlich haben solche Schätzungen beschränkten Wert, da wir ja die chemische Konstitution des Organismus nicht kennen und so nicht zu sagen vermögen, welche Variationen möglich sind; immerhin zeigen sie, wie unwahrscheinlich bei bloß zufallsmäßiger Variation die Entstehung des Zweckmäßigen ist.

Es ist also abermals das Problem der organischen Ganzheit, die nicht in Teile zerschlagen werden kann, welches die Grenze für die mechanistische, hier selektionistische Erklärung bildet.

Bei blindem Walten des Zufalls müßten neben den zweckmäßigen eine unendlich größere Zahl zweckwidriger Bildungen entstanden sein; tatsächlich aber finden wir von der erdrückenden Fülle von mangelhaften, durch den Daseinskampf ausgerotteten Fehlbildungen, die nach dem Darwinismus beim Übergang von niederen zu höheren Stufen zu erwarten wären, weder in der fossilen noch in der rezenten Fauna und Flora das geringste (vgl. z. B. Sapper, 1928, S. 43ff.).

Es ist unmöglich, auf das bloße Spiel zufälliger Variationen die Konstruktion eines Mechanismus zu fundieren, der komplizierter und zweckmäßiger ist als alle unsere Maschinen. Selbst wenn die Selektion die Entstehung der morphologischen Charaktere erklären würde, so doch sicher nicht die der physiologischen Mechanismen. Denken wir z. B. daran, daß sich nach Hofmeister nach unserer heutigen Kenntnis in der Leberzelle einige zehn, wahrscheinlich aber viel mehr chemische Vorgänge, die alle absolut lebensnotwendig sind, nebeneinander in einem Raume abspielen, dessen Größe sich etwa auf den hunderttausendsten Teil eines Stecknadelkopfes schätzen läßt. „Ist es glaubhaft, daß ein solches chemisches Laboratorium, im Vergleich zu dem doch unsere chemischen Laboratorien wirklich bloße Stümperwerke sind, irgendwie durch das Zufallsspiel von Molekülen und Atomen zusammengewürfelt worden sein kann?" (Sapper, 1928, S. 37). Und denken wir endlich an die ontogenetischen Entwicklungsprozesse, durch welche der Wunderbau des Organismus hervorgebracht wird, so wird die Annahme vollends sinnlos, das Zusammenpassen dieser Myriaden chemischer Umsetzungen, die dazu notwendig sind, sei durch zufällige Abänderung und Auslese zustande gekommen.

e) Der historische Charakter des Lebens

Es ist für das anorganische Geschehen im allgemeinen charakteristisch, daß es nur durch den Anfangszustand bestimmt ist, so daß die frühere „Geschichte" des Systems, wie jener Anfangszustand zustande gekommen ist, weitgehend für das spätere Geschehen bedeutungslos ist. Wenn mein Bleistift zu Boden fällt, so ist für das Fallgeschehen ausschließlich die anfängliche Lage des Bleistiftes und die Fallformel maßgebend; es ist vollkommen gleichgültig, auf welchem Wege der Bleistift in die Anfangs-

lage gebracht wurde, ob es durch mich, durch jemand anderen, durch eine mechanische Vorrichtung, von welcher Seite u.s.f. geschehen ist. Diese Vorgeschichte des Fallgeschehens ist dem letzteren nicht abzulesen; das Spezifische der Vergangenheit ist gewissermaßen ausgelöscht; der Vorgang ist geschichtslos (vgl. FAIGL, 1926). Ein unbelebtes System ist, wie DRIESCH (1919, 1928) sagt, im Jetzt nur, was es ist. Woher es in allen seinen Bestimmtheiten einschließlich der bestimmten Geschwindigkeiten der Teile stammt, ist ihm nicht anzusehen; denn im Mechanischen verschwindet alle Vergangenheit in die Resultante, daß sie nicht wieder aus ihr hervorgeholt werden kann; ein und dasselbe Resultat kann die verschiedensten Formen von „Vorgeschichte" haben.

Vergleichen wir mit dieser Verhaltungsweise die des Organischen, so bemerken wir einen bedeutenden Gegensatz.

„Währenddem es für die Reaktionen anorganischer Naturdinge, chemischer Verbindungen etwa, in weitem Umfange bedeutungslos ist, wie sie zustande gekommen sind, sind der Organisation und den Reaktionen der Lebewesen deutliche Spuren ihres Schicksals, ihrer Vergangenheit, ihrer geschichtlichen Entwicklung eingeprägt. Sie können den anorganischen Naturdingen wie in besonderer Weise ganzheitsbezogene, so auch als in besonderem Sinne historische Wesen gegenübergestellt werden" (UNGERER, 1930).

Nun ist allerdings auch physikalischen Systemen der „historische Charakter" durchaus nicht völlig fremd. Wir kennen die Hysteresis im Anorganischen, wie sie z. B. im remanenten Magnetismus, bei der Elastizität, bei der Abhängigkeit des Verhaltens der Kolloide von der Vorgeschichte vorliegt. Es ist hier vor allem auf die genialen theoretischen Untersuchungen von RASHEVSKY (1931) zu verweisen. Die Hysteresisphänomene beruhen darauf, daß ein System mehrere Gleichgewichtslagen (d. h. Bedingungen minimaler freier Energie) besitzt; in diesem Fall bestimmt die Umgebung den Zustand des Systems nicht mehr eindeutig, weil eben das System bei der gleichen Umgebung in verschiedenen Gleichgewichtslagen verharren kann; hier wird der Zustand des Systems von der Vorgeschichte bestimmt. RASHEVSKY hat nun diese in der theoretischen Physik (wegen ihrer geringen Bedeutung für das anorganische Geschehen) bisher wenig betrachteten Fälle sowohl thermodynamisch wie molekularkinetisch durchgearbeitet, und hat von hier aus das „Lernen" physikalischer Systeme der theoretischen Physik erschlossen. Er zeigte, daß solche Systeme mit mehreren Gleichgewichten eine Anzahl von Eigenschaften besitzen, die für die bedingten Reflexe charakteristisch sind; solche Systeme vermögen auf räumliche und zeitliche „Veränderungsgestalten" der Umgebung bedingt anzusprechen. Solche Systeme wurden dann weiter für die Erklärung der im Gehirn von höheren Tieren gefundenen Verhältnisse angewendet und zu ganz konkreten Annahmen über die Natur der Gehirnmechanismen gelangt. Wir werden auf diese wichtigen Untersuchungen an ihrem Ort zurückgreifen; sie wurden schon hier erwähnt, als ein hervorragendes Beispiel, wie nicht nur physikalische und chemische Methoden auf biologische Erscheinungen angewendet werden können, sondern auch die theoretische Physik auf biologische Bereiche erstreckt werden kann.

Solcher Behandlungsweise gegenüber erweist sich allerdings gerade die grundlegende historische Charakteristik des Lebens wenigstens vorläufig refraktär: wir müssen annehmen, daß sich im Lebendigen im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung „Anlagen" ansammelten, welche sich nach HAECKELS vielumstrittenen, im Kern doch richtigen, biogenetischen Grundgesetz in der Embryonalentwicklung fortschreitend entfalten oder evolieren. Auch hinsichtlich dieses Moments besteht letzten Endes keine Meinungsverschiedenheit. Auch für WEISMANN „enthalten schon die einfachsten Organismen eine Anlagensubstanz, die nur historischen Ursprungs sein kann, und die deshalb niemals plötzlich, nach Art einer chemischen Verbindung, entstanden sein kann" (1912, II, S. 317). Diese Auffassung der Organismen als historisch entwickelter Wesen wird von allen Mechanisten anerkannt; aber sie bemerken nicht, was doch bereits WEISMANN in der zitierten Stelle klar ausgesprochen hat: daß mit dem historischen Charakter des Lebens ein Gegensatz zwischen Chemismus und Organismus gesetzt wird. Nicht in dem bloßen „Lernen" besteht also ein Gegensatz zwischen Hysteresis und organischer Entwicklung, sondern darin: daß wir in der Phylogenese die allmähliche Akkumulation von „Anlagen" annehmen müssen, die sich in der Ontogenese fortschreitend entfalten — im Gegensatz zum anorganischen Geschehen, wo die Vergangenheit des Systems als solche nicht mehr zum Vorschein kommt.

Wir möchten nun nicht ohne weiteres behaupten, daß dies Moment der physikalischen Analyse vollständig unzugänglich ist. Es scheint uns nicht ausgeschlossen, daß die von RASHEVSKY mit Erfolg für das „Lernen" eingeschlagene Betrachtungsweise sich nicht auch auf das letzterwähnte Problem anwenden läßt (obwohl wir vorläufig noch nicht absehen, wie das geschehen soll). Jedenfalls aber können wir sagen, daß die Hysteresis-Analogien des historischen Charakters des Lebendigen in ihrer gegenwärtigen Form ungefähr denselben Rang wie die entsprechenden Analogien, die Kristalle, die Flamme u.s.f., für die organische Ganzheit haben. Sie geben uns wohl einzelne Züge des organischen Phänomens wieder, lassen aber gerade die spezifischen Charakterzüge (dort: die harmonische Ordnung der Prozesse, hier: die historische Akkumulation und Evolution) vermissen. Wir müssen hier auch besonders betonen, daß die von RASHEVSKY als Modell für den bedingten Reflex angegebenen Kolloidsysteme nicht solche sind, die experimentell in der physikalischen Chemie bekannt wären, sondern daß RASHEVSKY vielmehr theoretisch (thermodynamisch) die Möglichkeit solcher Systeme ableitet. Gleichgültig nun, ob sich solche von RASHEVSKY postulierte Systeme einmal im Bereiche des Anorganischen auffinden lassen oder ob sie vielleicht nur im Lebendigen zu Hause sind — jedenfalls ist in RASHEVSKYS Betrachtungsweise eine solche eingeschlagen, die über die in der üblichen, physiko-chemischen Untersuchung der Lebensvorgänge gebräuchliche, summative hinausgeht, und vielmehr Charakterzüge des Gesamtsystems ins Auge faßt. Wir dürfen wohl annehmen, daß der historische Charakter des Lebendigen — ebensowohl wie der ganzheitliche — an die eigenartige, übermolekulare Organisation des lebenden

Systems gebunden ist, die wir schon in der Kritik der summativen Auflösung als das eigentliche Merkmal des Organischen erkannten.

Wir vermuten, daß mit diesem Verhalten des Organismus noch ein anderer, sehr wesentlicher Charakterzug desselben zusammenhängt: das anorganische Geschehen ist auf fallende Komplikation oder Desintegration gerichtet, wie wir diese im Zerfall der Elemente in der Chemie, in der Dissipation der Energie in der Physik vorfinden; im Gegensatz dazu scheint im Organischen in der Entwicklung „von der Amöbe zum Menschen" eine Richtung auf steigende Komplikation, ein Übergang vom Einfacheren zum Komplizierteren zu bestehen[1]). Wir meinen, daß der letztere Charakterzug des Organischen, der auf dem Boden der bisherigen Physik mysteriös ist, wohl auch mit jenem besonderen historischen Charakter der organischen Systeme (dem, was man „Mneme" genannt; man vgl. besonders die geistvolle Ausprägung des Mnemismus bei Bleuler, 1932) zusammenhängt. Anders ausgedrückt: wir sehen im Anorganischen den Zufall, die statistische Wahrscheinlichkeit auf die Einebnung von Differenzen hinwirken (denken wir etwa an die Herstellung des Wärmegleichgewichts nach dem zweiten Hauptsatz durch das zufällige Spiel der Moleküle) — und im Organischen sollte er auf immer höhere Komplikation und Differenzierung hingewirkt haben? Ob hier nicht die aus anderen Gründen (vgl. unten S. 106ff.) im Organischen möglich erscheinende, makroskopische Durchbrechung der statistisch-physikalischen Wahrscheinlichkeit in Betracht zu ziehen ist? Das sind alles heute noch ganz offene und ungeheuer schwierige Fragen; sie zeigen uns, welche gewaltigen, speziell auch physikalischen Probleme hier noch des theoretischen Durchdenkens harren, die weder durch die physiko-chemische Untersuchung der einzelnen Lebenserscheinungen, noch auch durch bequeme Schlagworte, wie „Kampf ums Dasein" aus der Welt geschafft werden, sondern eine genuin-theoretische, speziell auch im Zusammenhang mit der theoretischen Physik erfolgende Untersuchung erfordern.

f) Zusammenfassung

Unsere Betrachtung, die von einer unvoreingenommenen Anschauung und Beschreibung der Lebensvorgänge ausging, hat uns also vor allem zwei Momente als wesentlich und kennzeichnend für das Lebensgeschehen aufgezeigt — das ganzheitliche und das historische Moment. Erstens also

[1]) Es ist damit nicht gesagt, daß das biologische Geschehen dem zweiten Hauptsatz widerspreche, sondern nur, daß die besondere Ordnungsform des Organischen nicht durch das „zufällige Spiel physiko-chemischer Kräfte" erklärbar ist. Z. B. der Prozeß der Kristallisation, der doch auch eine gegenüber den Atomen höhere „Organisations"stufe schafft, folgt selbstverständlich dem Entropieprinzip; aber die Schaffung der Organisation ist eben an das Walten besonderer Vektoren (der kristallisatorisch wirksamen Valenzen) gebunden. Wir mögen also wohl annehmen, daß die Entwicklung der Organisation ebenfalls durch solche „Vektoren", „Kristallisationskräfte" einer höheren Stufe im Einklang mit dem Entropieprinzip erfolge; nur bei regellosem Walten der atomaren und molekularen Kräfte wäre das „Emporsteigen der Organismen" paradox.

die Tatsache der Organisation und Ordnung der Stoffe und Vorgänge im Organismus, die sich in dessen „Ganzheitserhaltung" ausspricht, deren Gesetzlichkeit die Untersuchung der Einzelstoffe und -vorgänge nicht vermittelt, die im Begriff der „Zweckmäßigkeit" zu den Selbstwidersprüchen des Mechanismus führt, durch dessen Maschinenfiktion nicht befriedigend erklärt wird, und für deren Zustandekommen die Selektionstheorie keinen Schlüssel gibt; sowie der historische Charakter des Lebendigen, der gleichfalls in der summativ-physiko-chemischen Betrachtung nicht erschlossen werden kann. Ein kühnerer, philosophischer Geist mag versucht sein, beide Probleme zu einem einzigen der raumzeitlichen Ganzheit des Organismus zu verschmelzen, also zu behaupten, daß jener historische Charakter des Lebendigen nichts anderes sei als eben jene durchgreifende Abhängigkeit des Einzelgeschehens vom Gesamtgeschehen in zeitlicher Hinsicht, wie sie analog der räumlichen Organisation des Lebendigen aus den Teilen zugrundeliegt. Gerade für diese beiden wesentlichen Momente gibt uns der Mechanismus in seiner bis jetzt betrachteten und praktisch fast einzig angewendeten Form keine Erklärung — deshalb, weil er sie bei der physiko-chemischen Analyse der Einzelvorgänge gar nicht auffinden kann — wenngleich jede eigentlich biologische Betrachtung auf sie stoßen muß und sie dann als dem Programm des Mechanismus widersprechende Begriffsbildungen zum Ausdruck kommen.

4. Kritik des Vitalismus[1])

a) Entelechie- und Dominantenlehre

Es ist der merkwürdige Charakterzug der Diskussion zwischen dem Mechanismus und dem Vitalismus, daß jeder Teil vortreffliche kritische Argumente vorbringt, die jedoch an seinem Gegner wirkungslos abprallen. Der Grund des eigentümlichen Verlaufes dieses großen Geisteskampfes, der wohl in der Wissenschaft einzigartig dastehen dürfte, ist nicht schwer einzusehen.

Es ist das große und bleibende Verdienst des Vitalismus, immer wieder darauf hingewiesen zu haben, daß dem „summativen" Mechanismus gerade das entgeht und entgehen muß, was das eigentlich Lebendige am Leben ist — deshalb, weil er, nach WORDSWORTHS „we murder to dissect" das Leben zerstören muß, um überhaupt forschen zu können. Die grundlegende Einsicht in die Einheit und Harmonie des Lebens ist die Waffe, die der Vitalismus gegen seinen Gegner führt. So bedeutungsvoll aber der Vitalismus in seiner Kritik der Mechanistik ist — so fragwürdig ist der positive Aufbau dessen, was nach ihm an die Stelle des letzteren treten soll. Anstatt daß er die organische Ganzheit nun zu seinem konkreten Forschungsprogramm macht, weist er mit ihr gegen die imaginären Wolken der Metaphysik, nimmt sie als Beweis eines transzendenten Lebensprinzips und bedroht so nicht mehr erfolgreich seinen mechanistischen Gegner, sondern das Gebäude der Naturgesetzlichkeit selbst. So kann also der Streit zu

[1]) A. 2. nach Übersicht S. 46.

keinem Resultat führen. Der Vitalist wird sich nicht vom Mechanisten bekehren lassen, dem er — mit Recht — vorwirft, daß er gerade das Wesentliche am Leben nicht sehe und nicht sehen wolle; und der Mechanist lehnt den Vitalisten ab, weil er — nicht weniger mit Recht — das Vorgehen des Vitalismus als „unwissenschaftlich" kennzeichnet.

Unserem Programm folgend, haben wir uns hier nicht mit den vitalistischen Systemen im einzelnen auseinanderzusetzen und sie auf Grund der Tatsachen zu kritisieren; wir haben bloß die Gesamterscheinung „Vitalismus" auf ihre Brauchbarkeit als wissenschaftliche Methode zu prüfen.

Es ist zunächst ein oft erhobener Einwand gegen den Vitalismus, daß er alle vorläufig ungelösten Probleme zu jenem für prinzipiell nicht weiter auflösbar gehaltenen Zentralrätsel seiner Lebensfaktoren verschmilzt und damit der Forschung entzieht. Nicht ganz glücklich hat man deshalb den Vitalismus als einen „Hemmschuh der Forschung" angesprochen; er ist es freilich de facto nicht, da sich die letztere durch ihn noch niemals hat hemmen lassen, sondern die von ihm als „unlösbar" hingestellten Probleme ihr — wie schon oben erwähnt — immer neue Aufgaben stellten.

Der hauptsächliche Einwand gegen den Vitalismus ist, daß der Erklärungswert seiner Vorstellungen so außerordentlich geringfügig ist. Immer wieder hat man Driesch die bloß negative Charakterisierung seiner Entelechie vorgeworfen. Die entelechia morphogenetica ist weder Substanz, noch Energie, noch Konstante; sie ist unräumlich, wirkt aber in den Raum hinein; sie wird als unvorstellbar bezeichnet und kann nur „begriffen" werden. Die im Instinkt wirksame entelechia psychoidea ist ein Etwas, das zwar keine Psyche ist, aber doch nur in psychologischen Analogien erörtert werden kann. Driesch selbst muß zugeben, daß die Definition der Entelechie bloß ein kompliziertes System von Negationen ist.

Es ist klar, daß ein derartiges Lebensprinzip, das nur durch Verneinungen definiert werden kann, keine wissenschaftliche Erklärung ermöglicht. Die Vitalisten erklären die Lebenserscheinungen durch ein im übrigen unbekanntes Lebensprinzip — nicht anders, als der berühmte Arzt Molières die Wirkung des Opiums durch eine vis soporifera erklärte. Beide Male wird nicht bedacht, daß damit nur eine Erklärung „ignotum per ignotius" gegeben ist. Die rätselhafte Zweckmäßigkeit des Lebens durch ein noch rätselhafteres Kraftwesen zu erklären, bedeutet eine mythologische Behandlung der Biologie.

Die Unvorstellbarkeit der Entelechie wird besonders deutlich, wenn wir uns fragen, in welcher Weise sie sich mit dem materiellen Organismus vereinigt. Driesch meint: „In keiner Form hängt das Dasein des Naturagens Entelechie von irgend etwas Materiellem ab, obschon seine räumlichen Leistungen von gegebenen materiellen Zuständen abhängen" (1928, S. 342). Andererseits scheint sie jedoch nicht nur in ihren Leistungen, sondern auch in ihrem Dasein von der Materie abhängig: der Schnitt des Experimentators beim Seeigelexperiment ruft offenbar „zwei" Entelechien ins Dasein, wo sonst nur eine gewirkt hätte; oder bei der doppelköpfigen

Hydra hängt es nur von der Ernährung ab, ob sie zu einem einzigen Tier verschmilzt oder sich zu zweien trennt. Gegenüber solchen Schwierigkeiten meint Driesch freilich, es sei letzthin eine einzige Entelechie als metaphysische Wirklichkeit, die in vielen individuellen Einheiten „erscheint" Aber es ist wohl jedem klar, daß wir mit der Lehre einer universellen Entelechie den Bereich der Naturwissenschaft weit hinter uns gelassen haben und uns in metaphysischen Wolkenwelten tummeln. Ein jenseits der materiellen Welt liegendes, überindividuelles Kraftwesen kann nimmer der Gegenstand naturwissenschaftlicher Forschung sein.

Ähnliches gilt gegen Reinke, nach dem sich über den materiellen Kräften der Physik der Bereich der supermateriellen, der „diaphysischen" und psychischen Kräfte erhebt. Inwiefern verstehen wir das Leben besser, wenn wir die Lücken unserer Kenntnisse mit dem Begriff der „diaphysischen Kräfte" übermalen?

Freilich weist der Vitalist darauf hin, daß ja auch die Physik Begriffe wie Gravitation u. ähnl. gebraucht, welche in ganz ähnlicher Weise die Vorgänge durch unbekannte Faktoren erklären, wie der Vitalismus die Lebensvorgänge durch jene gleichfalls unbekannten, vitalen Faktoren. In beiden Fällen handle es sich also um die nämliche Art einer abgekürzten Beschreibung, und der Begriff der Dominanten sei darum ebenso rechtmäßig wie die Begriffe der Physik (Reinke, 1912, S. 204).

Aber diese Beweisführung ist nicht richtig; vielmehr zeigt gerade der Vergleich dieser biologischen Begriffe mit den physikalischen den logischen Fehler des Vitalismus. Kein moderner Physiker behauptet, den freien Fall „erklärt" zu haben, wenn er von einer Anziehungskraft spricht. „Kraft" bedeutet für den Physiker einen Ausdruck für die Quantität $m \times v$ — nicht eine Erklärung. „Der Erkenntniswert der anorganischen Kraft- und Energiebegriffe beruht nicht darauf, daß zur Erklärung des Geschehens irgendwelche Ursachen erdacht werden, sondern auf der Geltung der Gesetze, in denen diese Begriffe auftreten" (Kroner, 1912). Robert Meyer hat es längst in klassischer Klarheit ausgesprochen: „Was Kraft, was Wärme ist, brauchen wir nicht zu wissen; aber das müssen wir wissen, wie man die Wärme nach meßbaren Einheiten zählt, und daß und welche Größenbeziehung zwischen der Wärme und dem Meterkilogramm stattfinde." Der Physiker fängt also genau dort an, wo der Vitalist bereits Schluß machen muß: für den Physiker sind jene Begriffe ein Erstes, das ihm die Aufstellung von Gesetzen ermöglichen soll, für den Vitalismus aber bedeuten Entelechien und Dominanten eine letzte Erklärung dort, wo das wissenschaftlich Erforschbare aufhört (vgl. auch Winterstein, 1928, S. 24ff.).

Wir müssen uns aber vor allem klar werden, warum denn eigentlich der Vitalismus zu jenen sonderbaren, dem Naturforscher unannehmbaren Erklärungen kommt.

Man sagt, der Vitalismus sei der Gegensatz des Mechanismus. Diese Behauptung ist in einer Hinsicht richtig, in einer anderen aber falsch. Sie ist richtig hinsichtlich des ersten Hauptmomentes des Mechanismus: der Vitalismus steht im Gegensatz zu dem Monismus der physiko-chemischen

Gesetzlichkeit. Die Behauptung ist aber falsch hinsichtlich des zweiten Moments, der Maschinentheorie des Lebens.

Es ist paradox, es zu sagen. Die Maschinentheorie ist die Grundlage nicht nur für den biologischen Mechanismus, sondern ebensosehr für den Vitalismus. DRIESCH geht aus von dem Problem der organischen Form. Er findet, daß die Maschinentheorie der Ontogenese, wie WEISMANN und ROUX sie aufgestellt haben, gegenüber gewissen Regulationen versage. Aber es gelingt ihm keineswegs, sich von der Maschinentheorie frei zu machen; vielmehr führt er zur Stützung derselben seinen Entelechiebegriff ein. Der Keim ist für DRIESCH nicht ein organisches Ganzes, sondern eine Summe gleichwertiger, sich „in getrennten Reihen" entwickelnder Zellen (vgl. auch CHRISTMANN, 1929, S. 11ff.).

Auch REINKE betont ausdrücklich, daß die mechanistische, chemisch-physikalische Forschungsweise für die Physiologie die einzig mögliche sei (1912, S. 204); zu dem Begriff der Dominanten aber gelangt er eben durch die Maschinentheorie: weil er vom Vergleich des Organismus mit der Uhr nicht loskommt, muß er die „diaphysischen Kräfte" als „Uhrmacher" einführen.

REINKE gibt dies Verhältnis auch ziemlich offen zu, wenn er die Möglichkeit erörtert, die diaphysischen Kräfte aus dem Weltbilde auszuschalten: „Man könnte versucht sein, die diaphysischen Kräfte insofern als Systemkräfte im weiteren Sinn zu klassifizieren, als die Organismen bzw. eine Generationskette morphologisch ein geschlossenes System darstellen. . . . Die Dominanten stellen dann eine diesem System innewohnende und ihm spezifisch eigene Schar von Kräften dar. Allein ich habe den Begriff Systemkraft und den der dafür maßgebenden Systembedingungen aufgefaßt in einem engeren Sinn als die energetisch arbeitenden Elementarmechanismen und Elementarmaschinchen. Dann aber sehe ich keine Möglichkeit, die diaphysischen Kräfte physikalisch gleichsam aufzusaugen" (1927, S. 122). REINKE scheint an dieser Stelle zu empfinden, daß er die diaphysischen Kräfte eventuell als Systemkräfte betrachten würde — wenn er diesen Begriff nicht schon für die atomistischen Einzelmaschinchen vergeben hätte. Wenn — ebenso wie die Systemkräfte — auch die diaphysischen Kräfte beim Tod zerstörbar sind, dann liegt es doch wahrlich nahe, auch sie als freilich nicht an die Einzelmaschinerien, wohl aber an die Gesamtstruktur gebundene Systemkräfte aufzufassen, und nicht als von der Materie separierte, vitalistische Faktoren. Hier kommt besonders deutlich zum Ausdruck, wie die Maschinenfiktion den tiefer denkenden Biologen zum Vitalismus führen muß — und wie der Zwang zu vitalistischen Anschauungen in dem Augenblick aufhört, wo wir darauf verzichten, das Lebensgeschehen in Prozesse an Einzelmaschinchen aufzulösen, sondern vielmehr vom Gesamtsystem des Organismus ausgehen.

Wir haben also folgendes sonderbare Verhältnis, das vielleicht wie kein anderes die Problematik der Grundlagen unserer Biologie aufzeigt. Es ist der Grundfehler des Mechanismus, daß er fortwährend nach dem Vitalismus schillernde Begriffe einführt. Und der Fehler des Vitalismus ist es — daß er von der Maschinentheorie des Lebens nicht loskommt. Anstatt von der unvoreingenommenen Anschauung des Organismus, gehen DRIESCH und REINKE von dem vorgefaßten Begriff der Maschine aus. Nun sehen sie ein, daß es mit der Maschinentheorie nicht geht — der eine am Regulationsproblem, der andere am Problem des „Erbauers der Maschine". Um den Mechanismus trotzdem zu retten, führen sie

Entelechien und Dominanten ein, welche bei gestörter Ordnung die Maschine wieder richtig zusammenfügen, resp. als deren Erbauer fungieren. Mechanismus wie Vitalismus beruhen auf der Maschinentheorie[1]): der Unterschied ist nur der, daß der Mechanismus mit derselben sein Auslangen zu finden behauptet, während der Vitalismus als Hilfshypothesen seine Vitalfaktoren einführt.

Die Quelle jedes Vitalismus ist — wie besonders Schaxel (1922) ausgeführt hat — die Intuition; zur befriedigenden Erklärung muß der Betrachter dem Lebendigen ein Innensein einfühlen, das er nach dem Vorbilde des eigenen handelnden Ich formt; so liegt der letzte Ursprung der vitalistischen Anschauung nicht im reinen Denken, sondern im Gefühlsmäßigen. Dieser Ursprung tritt im „intuitiven Vitalismus", der das Lebensprinzip einfach als Seele bezeichnet, unverhüllt zutage, ist aber auch in der Entelechielehre nachweisbar. Freilich hat sich Driesch sehr darum bemüht, seinen Entelechiebegriff von psychologischen Beimischungen frei zu halten oder zu machen. Jedoch kann diese Befreiung vom Psychologischen dem Vitalismus seinem Wesen nach nicht glücken. Wir haben gesehen, daß Drieschs Entelechie nicht anders definiert werden kann als durch ein kompliziertes System von Negationen. Jeder Versuch aber, ihr Wesen positiv zu umschreiben, muß unweigerlich zu psychologischen Analogien führen (vgl. bes. Schultz, 1929, S. 21f.). So spricht Driesch vom „Quasi-Wissen", vom „primären Wissen und Wollen" (ohne Erfahrung) der Entelechie (1918a, S. 21; 1921, S. 402ff.) und nähert sich damit fast wörtlich der Lehre Hartmanns vom Unbewußten.

Das historische Verdienst des Vitalismus ist, wie wir betonten, die grundlegende Erkenntnis der Einheit, Harmonie und Regulation des Lebens, die in der mechanistischen Auffassung verkannt und unterdrückt wurde. Der grundlegende Einwand gegen ihn ist, daß er den Weg zu einer naturwissenschaftlichen Erforschung dieses Grundcharakters des Lebens verschüttet, indem er die organische Ganzheit auf transzendente, letzten Endes psychanaloge Faktoren zurückführt. So kann also für uns, die wir die Biologie nicht als Naturwissenschaft aufopfern wollen, die Stellungnahme keine andere sein, als jene, der Schaxel prägnanten Ausdruck verlieh:

„Für die Naturwissenschaft sind die ‚psychischen Komponenten' der Lebenserscheinungen Epiphänomene, die außerhalb ihres Bereiches liegen. Bei der Wahl des Gegenstandes erklärt sich die Biologie als Naturwissenschaft. Der erste Schritt der Biologie ist folgenschwer. Was in der vitalistischen Grundauffassung und ihren mannigfachen Auswirkungen auf unräumliche Erscheinungen, auf Entelechie, Psychoid, Psychisches sich bezieht, hat in der naturwissenschaftlichen Biologie keinen Platz. Es ist verfehlt, in der naturwissenschaftlichen Festlegung ein Bekenntnis zu dem Vorstellungskreis zu erblicken, den die mechanistische Grundauffassung einschließt. Mit der Zuwendung der seelenhaften Dinge an die Psychologie wird lediglich für die empirische Biologie die Erklärung der Lebenserscheinungen verlangt. Es wird namentlich durchaus nicht gefordert, daß unmittelbar und restlos die quantitative Analyse des ‚Lebens' vorzunehmen ist. Damit ist dem Umstand Rechnung getragen, den die

[1]) Das hat Driesch neuestens offen ausgesprochen: 1931, S. 420.

mechanistische Grundauffassung in ihrer dogmatischen Form übersieht, daß Lebensvorgänge und lebendige Stoffe als solche schlechthin nicht vorkommen, sondern nur als Teilerscheinungen lebendiger Einzelwesen" (1922, S. 308)[1]).

b) Der Psychismus

Den Schwierigkeiten der Entelechie- und Dominantenlehre, dem Lebensprinzip einen konkret faßbaren Sinn zu verleihen, will der Psychismus (Pauly, Becher, A. Wagner, Pierre-Jean, Mackenzie u. a.) entgehen, der dieses einfach als „Seele" bezeichnet. Wie später noch genauer zu besprechen, können wir wohl annehmen, daß alle Organismen, auch die niedersten, beseelt seien. Es kommt dazu, daß ja der Mensch mit seiner Seele sich ontogenetisch aus einer befruchteten Eizelle, phylogenetisch aus einfacheren Organismen entwickelte, so daß auch diese wohl schon beseelt gewesen sein müssen. Geben wir weiter zu, daß das Seelische bei den Handlungen des Menschen und der höheren Tiere führend in das körperliche Geschehen eingreift, so wird dasselbe auch gegenüber dem Instinkt und der Morphogenese gelten; denn wir können den Instinkt, der sich nirgendswo exakt von der echten Handlung abgrenzen läßt, nicht als wesensverschieden von der letzteren betrachten; zwischen dem Instinkt der Spinne, die ihr Netz webt, oder der Myxamöben, die in komplizierten Bewegungen ihre schönen Fruchtkörper errichten, gibt es wiederum keine scharfe Grenze gegenüber dem organbildenden Geschehen. Die Seele, die in allen lebenden Organismen, Pflanzen und Tieren sowie auch in allen ihren Organen und Zellen anzunehmen ist, erscheint uns dann als der maßgebende, vitalistische Faktor, der das Lebendige vom Toten unterscheidet; sie ist es, welche als der Erbauer der mechanistisch (physiko-chemisch, selektionistisch) hinsichtlich ihrer Entstehung unerklärbaren, wunderbaren „Maschine" des organischen Körpers fungiert.

Bei näherer Betrachtung sind die Schwierigkeiten des Psychismus jedoch nicht weniger groß als die der übrigen Vitalismen. Wir können es freilich als durchaus wahrscheinlich zugeben, daß alle Organismen, bis hinunter zu den niedersten, ihr Endchen Seele besitzen. Dieses Seelenleben derselben wird aus ihren Reaktionen in der Tierpsychologie mit durchaus wissenschaftlichen Methoden erschlossen und erforscht. Aber jene kleine „Seele", die wir dem Infusor oder dem Seestern auf Grund seines Verhaltens zubilligen mögen, und von der uns v. Uexküll (1920) so äußerst ansprechende Schilderungen entworfen hat, ist ja selbstredend das Einfachste und Primitivste, das wir uns überhaupt vorstellen können; sie ist in keiner Weise identisch mit jener „großen Vernunft" Nietzsches, welche den organischen Körper selbst baut, mit jener „Seele" der Psychisten, die der weitblickende, unendlich kluge Ingenieur der organischen „Maschinen" sein soll — Leistungen, die über das bischen dumpfe Fühlen und Empfinden, das wir dem Infusor oder niederen Organismus auf Grund seiner Leistungen und der Einzelzelle des Organismus nach Analogie mit

[1]) Gekürzt; in obigem Zitat wurde, dem Wortgebrauch dieses Buches folgend, „vitalistisch" für „organismisch" und „mechanistisch" für „energetisch" gesetzt.

jenen zuschreiben mögen, unendlich hinausliegen. Es hilft uns auch nichts, etwa mit Becher die ungeheuren Leistungen der „gestaltenden Seele" durch „Probierreaktionen" erklären zu wollen, indem verschiedene Reaktionen versucht und die zum gewünschten Erfolg führende beibehalten wird. Zweifellos spielt Versuch und Irrtum in den Reaktionen der Organismen eine äußerst wichtige Rolle; aber die Entstehung der organischen „Maschine" können wir ebensowenig auf zufällig günstige und im „Gedächtnis" festgehaltene Reaktionen, wie auf zufällig günstige und im Daseinskampf überlebende Variationen zurückführen; dieselben Argumente, die wir gegen die Selektionstheorie anführten, gelten auch gegen die „Probierhypothese"; ob der Zufall sich als richtungslose Abänderung oder als ziellose Probierbewegung ereignet, macht keinen Unterschied. Metaphysisch mögen wir „das Unbewußte" als das im übrigen unbekannte Lebens- und Seinsprinzip auffassen, das so wirkt, „als ob" es Willen und Vorstellung hätte, ohne doch mit unserem Willen und Vorstellen irgendwie vergleichbar zu sein; aber naturwissenschaftlich erklären können wir damit nichts.

Die „technischen" Einrichtungen und Leistungen der Organismen sind so, daß sie eine das individuelle Wissen der betreffenden Organismen und Zellen weit übersteigende Kenntnis von Zukunft und Umwelt voraussetzen würden, daß wir sie also gar nicht der kleinen, individuellen Seele der sie ausführenden Zellen resp. Organismen zutrauen können (vgl. auch Schultz, 1929, S. 23ff.). Tatsächlich sind auch alle Psychisten zu der Anschauung gelangt, es sei letzten Endes das überindividuelle Seelische, das als der eigentliche Schöpfer der organischen Zweckmäßigkeit anzusehen sei. Schon Ed. v. Hartmann hat auf das Hellseherische des Instinkts, indem etwa das Insekt Lebensbedingungen vorausnimmt, von denen es prinzipiell nichts wissen kann, seine Lehre vom überindividuellen Unbewußten aufgebaut; Bergson gründete auf die Analogiebildungen (z. B. zwischen dem Auge des Tintenfisches und der Wirbeltiere), Becher auf die „Fremddienlichkeit der Pflanzengallen" seine Lehre vom élan vital, resp. vom überindividuellen Psychischen; Maeterlinck hat dichterisch den esprit de la ruche, den Geist des Bienenstocks gefeiert; endlich betont Wagner, daß die „Vernunft" nicht als individuell, sondern nur als universell gedacht werden kann (1923, S. 217). Wir brauchen nicht zu wiederholen, daß wir mit solcher Auffassung den Bereich der Naturwissenschaft hinter uns gelassen haben; wie die Weltvernunft arbeitet — das mag der Metaphysiker in intuitiver Schau ergründen wollen — aber was hat die Biologie als Naturwissenschaft mit ihr zu tun? So sagt uns also die psychistische Konzeption nicht mehr als die Entelechie und bietet ihr gegenüber keinen Vorteil.

Der Psychovitalist könnte freilich den Einwand, daß wir die Seele als „allgemeinen Naturfaktor" nicht näher verstehen und definieren können, nicht als durchschlagend empfinden; denn eine Vorstellung vom „inneren Wesen" können wir uns auch von den physikalischen Kräften und Energien nicht machen. Aber dieser Einwand vergißt das bereits oben Gesagte, daß der Erklärungswert des Kraftbegriffes nur in den Gesetzen

liegt, deren Aufstellung er uns ermöglicht (vgl. S. 67). Sagen wir aber, die Einrichtungen der Organismen würden von einem psychischen Faktor oder einer Weltvernunft geschaffen, so sind wir so klug als wie zuvor. Mit Recht hat Roux die psychistische Erklärung abgelehnt, „weil ein solches Prinzip einfach alles, und zwar auf dieselbe Weise erklärt, ohne daß wir von den für die verschiedenartigen zweckmäßigen Gestaltungen notwendig verschiedenen determinierenden Faktoren und deren Wirkungsweisen etwas erfahren können" (1915, S. 48). An einer Stelle „braucht" die Pflanze verdickte Zellen zum Schutze gegen die Außenwelt; die Psyche beeilt sich, diese zu erbauen. An jener Stelle „braucht" sie Tüpfel, an einer dritten embryonale Zellen; die Seele läßt sie entstehen, indem sie die Verdickung an gewissen Stellen ausspart, indem sie ausgewachsene Zellen sich rückdifferenzieren läßt. Jedes Rätsel der organischen Welt ist von vornherein gelöst, wenn man auf die Tätigkeit der Psyche rekurriert; aber man sieht keine Möglichkeit, über diese leere Allgemeinheit hinauszukommen. Zugleich ist die Gefahr des Vitalismus gegeben: weitere Forschung wird theoretisch überflüssig, denn sie kann uns lediglich zu den hunderttausend bekannten, psychisch zu deutenden Erscheinungen noch ein paar Dutzend neue hinzufügen, aber nie eine prinzipiell neue Erkenntnis erschließen; das „Zweckgesetz in der Natur" erschöpft ein für allemal das Wesen des Lebens.

Nicht in den Kreis des von uns kritisierten Psychovitalismus gehört die Lehre Bleulers (1925, 1931) von der „Psychoide". Die psychologische und organische Zweckmäßigkeit erscheinen nach ihr als zwei Wirkungs- und Anschauungsweisen derselben Grundfunktion, der Mneme. Das, was introspektiv „Psyche" bedeutet, ist objektiv „Mneme", „Psychoide"; wenn also von letzterer im Bereiche des Organischen gesprochen wird, so wird von der (uns immer nur in uns selbst bekannten) Bewußtheit völlig abstrahiert. Folgerichtig schließt Bleuler die Mneme an die kolloidale Hysteresis an. Es handelt sich also hier nicht um ein Eingreifen des Psychischen (im Sinne des introspektiv zu Erlebenden) in den Naturverlauf, sondern um den Versuch, das mnemische und zweckhafte Verhalten des objektiven Organismus von der Seite des uns unmittelbar introspektiv Bekannten zu deuten.

Logisch verwandt damit ist der Versuch Sappers (1931), der davon ausgeht, daß die Biologie als Naturwissenschaft grundsätzlich auf nicht-materielle Faktoren zur Erklärung des Lebensprozesses verzichten, daß sie aber andererseits alles Geschehen innerhalb ihres Gebietes, vor allem auch die bei den höheren Organismen mit psychischen Begleiterscheinungen verbundenen Handlungen, in ihren Forschungsbereich einbeziehen muß. Wenn es gelingt, das Handeln nach seiner objektiven Seite als final bestimmtes Naturgeschehen zu charakterisieren, so zeigt sich, daß dieses Schema auch für viele andere biologische Vorgänge brauchbar ist. Der finalistische Standpunkt besteht darin, mit dem Vitalismus die Zielstrebigkeit des lebendigen Geschehens anzunehmen, mit der physiko-chemischen Theorie aber die finalen Erscheinungen des Lebendigen als in den Kräften und Eigenschaften der das Lebendige zusammensetzenden Erscheinungen begründet anzusehen. Das Wesen der Finalität sieht Sapper in der „einseitigen Determination", und meint, daß eine solche auch schon bei den organischen Molekülen, speziell hinsichtlich der optischen Aktivität und der Isomerie, gegeben sei. Diese Versuche wollen also „von oben", von der Seite des Menschen her, zu einer tieferen Erfassung des organischen Geschehens gelangen.

c) Körper und Seele

Wir haben Schaxel zugestimmt, daß die naturwissenschaftliche Biologie sich ausschließlich mit Naturdingen beschäftigt und in ihr für Seelen und seelenähnliche Faktoren kein Raum sei.

Sind wir nun nicht vielleicht mit dieser Ausschaltung des Psychischen zu weit gegangen?

Seelische Vorgänge müssen wahrscheinlich in allen lebendigen Wesen angenommen werden. So gut wir unseren Nebenmenschen ein Bewußtsein zugestehen müssen, wiewohl dieses der direkten Beobachtung stets entzogen und uns nur indirekt, durch den sog. „Analogieschluß" zugänglich ist, so gut müssen wir den menschenähnlichen Gehirnen der höheren Säugetiere ein solches zugestehen. Wir finden weiter die Fähigkeit der Reizverwertung als das allgemeinste Kriterium von psychischen Vorgängen. Diese Fähigkeit ihrerseits stellt aber keine besondere Eigenschaft des Nervensystems, sondern eine allgemeine Eigenschaft des Lebendigen, bis hinunter zu dessen primitivsten Vertretern, dar. Selbst bei der Pflanze sprechen wir von vielerlei „Sinnesorganen". So scheint es unmöglich, im Reiche des Lebendigen eine Grenze zwischen „beseelt" und „unbeseelt" anzugeben, wenngleich natürlich dies Seelenleben um so einfacher und um so mehr von dem unsrigen verschieden sein wird, je tiefer wir die Stufenleiter des Lebendigen hinabsteigen (vgl. auch Kafka, 1922, S. 11f.; Bavink, 1930, S. 369 ff.).

Welche Bedeutung hat nun das Psychische für den Naturforscher? Wir treffen in unserer Erfahrung zwei Gruppen von Tatsachen, die einen von der Type: der Frosch hat vier Beine, die andern von der Type: ich sehe, fühle, will etwas. Die ersteren sind, wie man zu sagen pflegt, „objektive", die letzteren „subjektive" Tatsachen; oder, um einen treffenden Ausdruck Woodgers anzuwenden: die ersteren sind public facts, indem sie jederzeit einer beliebigen Anzahl von Beobachtern aufgewiesen werden können; die letzteren hingegen sind private facts, sie sind direkt immer nur mir selber „introspektiv" zugänglich, und ein anderer kann von diesen meinen private facts nur erfahren, indem ich sie ihm erzähle oder indem er sie aus meinem Benehmen irgendwie erschließt, indem er sich irgendwie in mich „einfühlt". Es ist nun klar, daß die Methoden der Naturwissenschaft auf die Beschäftigung mit den objektiven Tatsachen, den „public facts", eingerichtet sind; wenn also die Biologie eine Naturwissenschaft ist, so scheint für sie der behavioristische Standpunkt unausweichlich, daß sie sich darauf beschränken muß, die objektiven Tatsachen im Bereiche des Lebens zu beschreiben und zu erklären. Wenn wir einen Ausdruck Husserls parodieren dürfen, so ist das Psychische in der Naturwissenschaft „einzuklammern"; wir leugnen in keiner Weise seine Realität und seine Erforschungswürdigkeit, aber verweisen es an eine andere Wissenschaft, die Psychologie, die sich eben gerade mit den von uns „eingeklammerten", „subjektiven", „privaten" Tatsachen zu beschäftigen hat.

Wir statuieren also, daß es die Pflicht der Biologie sei, die Lebensvorgänge, die kompliziertesten Bewegungsreaktionen eingeschlossen, von

ihrer objektiven Seite her zu beschreiben und zu erklären; eine Vermischung der beiden Betrachtungsweisen, der objektiven der public facts und der introspektiven der private facts lehnen wir ab. Es wird in der Hinsicht einer solchen Vermischung viel gesündigt. Auf der einen Seite hört man häufig die Anschauung, die Biologie müsse „soweit als möglich" ohne psychologische Erklärungen auskommen, und dürfe solche erst einführen, wo man mit physiologischen Erklärungen nicht mehr auskommt. Diese Einstellung ist verfehlt; denn die Physiologie darf sich grundsätzlich niemals darauf einlassen, den Zusammenhang der objektiven Vorgänge, mit denen sie es allein zu tun hat, an irgendeiner Stelle durch die Einschaltung psychologischer Zwischenglieder zu unterbrechen. Das gilt auch dort, wo wir, wie etwa bei der Umsetzung eines aus der Reizung eines Sinnesorgans stammenden Erregung in eine Muskelkontraktion, noch weit davon entfernt sind, diesen Zusammenhang erklären zu können (vgl. die treffenden Ausführungen Kafkas, 1922, S. 13f.; hinsichtlich der Konfusion zwischen Neurologie und Psychologie auch Woodger, 1929, S. 462ff.). Wenn wir einmal beim Menschen den „Eingriff" der Psyche in das materielle Geschehen zulassen, dann müssen wir ebenso den Vitalismus für die übrigen Organismen akzeptieren. In der Tat aber ist hier wie dort die Vermischung von Physiologie und Psychologie abzulehnen. Es erledigt sich damit auch ein Einwand, den Bavink gegen mich vorgebracht hat:

„Niemand bezweifelt im Ernst, daß der geprügelte Hund den Wurstdiebstahl das nächste Mal ‚aus Angst' unterläßt, und daß in der gesamten Tierwelt die Geschlechter durch einen ‚Trieb' zusammengeführt werden, was beides zweifelsohne psychologische Ausdrücke sind und auch nie etwas anderes sein können" (1929).

Gerade dies Beispiel kann uns zeigen, daß wir durchaus nicht gezwungen sind, in die Kette des objektiven Geschehens psychische Zwischenglieder einzuschalten. Es erscheint vielmehr in dem angeführten Beispiel keineswegs hoffnungslos, sich Vorstellungen über die objektiven Zusammenhänge zu machen. Daß der Hund, nach dem ersten Wurstdiebstahl geprügelt, ihn das zweite Mal unterläßt, ist ein typisches Beispiel einer bedingten Reaktion. Wir brauchen jedoch hier keineswegs das psychische Zwischenglied „Angst" in den Verlauf der materiellen Ereignisse einzuschalten, sondern Rashevsky (1931) hat gezeigt, daß wir uns schon heute sehr wohl Vorstellungen über die objektiven Vorgänge bei den bedingten Reflexen machen können, und in Zukunft werden wir hoffentlich noch zu immer besseren Vorstellungen darüber gelangen können. Mit diesen objektiven Zusammenhängen haben wir uns aber in der Biologie zu beschäftigen.

Andererseits aber bleiben wir uns vollständig der Grenzen der objektiven Lebenserklärung bewußt. Natürlich wird durch die physiologische Erklärung keineswegs die Tatsache aufgehoben, daß dieser nach seiner materiellen Seite hin erklärte Vorgang sich in anderer Hinsicht als Bewußtseinsvorgang darstellt; es ist also durch jene Erklärung keineswegs die psychologische überflüssig geworden. Wenn wir also den Behaviorismus „als Methode" vollinhaltlich für die Biologie akzeptieren, so lehnen wir ihn gleichzeitig „als Glaubensbekenntnis" ab (vgl. Kafka,

1931): wir denken nicht daran, mit den extremen Behavioristen die Tatsache des Seelenlebens und die Möglichkeit und Notwendigkeit einer introspektiven Erforschung desselben zu negieren. Und noch in einer anderen Hinsicht wollen wir uns vor Dogmatismus hüten: wenn wir die Voraussetzung zugrunde legen, daß objektives Geschehen objektiv erklärt werden solle, und die Einschaltung psychischer Zwischenglieder („private facts") in den Verlauf der objektiven Erscheinungen („public facts") verbieten, so behaupten wir damit nicht, daß es unbedingt möglich sein müsse, den Zusammenhang der materiellen Erscheinungen als eine Kette „geschlossener Naturkausalität" zu determinieren. Nachdem das Postulat der geschlossenen Naturkausalität in seiner eigenen Heimat, der Physik, schwer erschüttert ist (vgl. S. 103), so kann es in der Biologie nicht mehr als apriorische Notwendigkeit gelten. Aber, wohl gemerkt, diese prinzipiell zugelassene Möglichkeit darf erst dann ins Auge gefaßt werden, wenn es jemals möglich sein sollte, die Zusammenhänge wirklich zu überschauen. Nicht aber darf sie ein bequemes asylum ignoratiae bedeuten, das uns der Verpflichtung enthebt, den kausalen Zusammenhängen in der objektiv-materiellen Sphäre nachzugehen, und etwa als Ausflucht dort gebraucht werden kann, wo uns die kausale Analyse wegen der Kompliziertheit der Vorgänge aussichtslos erscheint, oder wo wir des weiteren Fragens müde geworden sind. Dieses dem physikalischen Determinismus nicht mehr erfaßbare Geschehen würde dann für den Naturforscher durch eine „Statistik höherer Ordnung" erfaßt werden müssen (vgl. S. 105ff.).

Wir glauben auf eine ausführliche Besprechung der traditionellen Lösungsversuche des psychophysischen Problems aus drei Gründen verzichten zu dürfen[1]): Erstens, weil es den Problemkreis der theoretischen Biologie weit überschreitet; zweitens, weil eine naturwissenschaftliche Behandlung der Frage erst in den Anfängen steht; drittens, weil uns scheint, daß die bis jetzt als selbstverständlich betrachteten Voraussetzungen nicht mehr dem heutigen Stande der Erkenntnis, speziell der physikalischen, entsprechen. Die „klassische" Problemstellung ist, in einem kürzesten Ausdruck, diese: auf unsere Retina treffen Lichtwellen auf, diese führen dort gewisse physiko-chemische Umsetzungen herbei, diese Umsetzungen pflanzen sich fort in den Nerven bis zum Sehzentrum — und dann haben wir die „Empfindung" einer Farbe rot oder grün —, also ein Erlebnis, das mit jenen physiko-chemischen Umsetzungen (letzthin: „Bewegungen von Atomen") keinerlei Ähnlichkeit besitzt. Zwei Lehren wurden bekanntlich zur Erklärung dieses „Wunders" ersonnen: der Parallelismus, nach welchem der materiellen Kette des Geschehens (sei es nur derjenigen im Großhirn, sei es jeglichem materiellen Geschehen) eine psychische Reihe parallel laufe; sowie die Wechselwirkung, nach der das materielle Geschehen die „Seele" irgendwie affiziere, wie umgekehrt auch Eingriffe der „Seele" das erstere zu leiten vermögen. Es scheint uns, daß von den vielerlei Argu-

[1]) Wir verweisen vor allem auf die geist- und temperamentvolle Kritik Wahles (1928); eine kurze Darstellung z. B. bei Bavink (1930); ausführliche Darlegung bei Reininger (1930).

menten, durch die man die eine oder die andere Auffassung zu „beweisen" suchte, zwei als grundlegend zu betrachten sind. Gegen den Parallelismus und für die Wechselwirkung spricht ein starkes unmittelbares Gefühl, das uns zu lehren scheint, daß wir in der Lage sind, durch unsere „Seele" unseren Körper und weiterhin die materielle Umwelt zu regieren. Ja, die „Wirkung" der „Seele" auf den „Körper" scheint sich nicht einmal auf Bewegungen des letzteren zu beschränken; die Psychotherapie, Stigmatisation und ähnliches scheint zu zeigen, daß die „Seele" sogar in das organogenetische und vegetative Geschehen eingreift, wenn z. B. auf suggestivem Wege eine Besserung „organischer" Leiden möglich ist. Gegen die Wechselwirkung und für den Parallelismus spricht die naturwissenschaftliche Voraussetzung, daß objektives Geschehen objektiv erklärt werde, und deren tatsächliche, große Erfolge bei der Erforschung der organischen Bewegungen. Das Verbot des influxus physicus ist identisch mit dem Verbot des Vitalismus, dem Verbot der Einführung „transzendenter" Faktoren in das objektive Geschehen. Die anderen Argumente, die man sonst für und gegen die beiden Auffassungen beigebracht hat, sind Wahrscheinlichkeitsgründe, denen eine gewisse Überzeugungskraft zukommen mag, wenn man sich bereits für eine der beiden Anschauungen entschieden hat, die aber weit davon entfernt sind, einen wirklichen „Beweis" derselben zu bedeuten. Es liegt hier die Sachlage ganz ähnlich wie hinsichtlich des Mechanismus-Vitalismus-Problems, bei dem sich ja, wie wir gesehen, die Diskussion gleichfalls in solchen Wahrscheinlichkeitserwägungen erschöpfte, die aber nie eine definitive Entscheidung ermöglichen. Derartige Argumente sind z. B. gegen den Parallelismus das bekannte Telegrammbeispiel (dieses ist aber nichts anderes als ein komplizierter Spezialfall eines bedingten Reflexes, und wir haben schon betont, daß es durchaus nicht aussichtslos ist, für diese ein materielles Korrelat anzugeben); die Meinung, daß das Spiel unzähliger Gehirnatome nicht das Parallelon des ja als durchaus einheitlich erlebten psychischen Vorganges, z. B. einer Tonempfindung, sein könne (aber es ist durchaus denkbar, daß nicht die Bewegungen der Einzelatome, sondern eine „physische Gestalt" im Köhlerschen Sinn das Parallelon des Erlebnisses ist; würde sich z. B. der Stromkreis in einem Leiter „erleben", so würde er es wahrscheinlich nicht als eine Summe unzähliger Einzelgeschehnisse, sondern als ein einziges, einheitliches Geschehen). Andererseits gegen die Wechselwirkung das Argument, daß „Psychisches" und „Physisches" zu verschieden seien, um aufeinander wirken zu können (aber wir wissen nicht, wie verschieden zwei Dinge sein dürfen, um in ein Kausalverhältnis einzutreten, und die Wechselwirkungstheoretiker setzen eben voraus, daß ein solches Kausalverhältnis zwischen den verschiedenen „Dingen" Physis und Psyche möglich sei); ferner die Forderung der geschlossenen Naturkausalität, daß in den lückenlos determinierten Verlauf der materiellen Geschehnisse kein fremder, psychischer Einfluß eingreifen könne (aber die geschlossene Naturkausalität ist in der Physik selber aufgegeben) u. s. f. Es scheint uns, daß diese „klassischen" Auffassungen auf Voraussetzungen beruhen, die dem gegenwärtigen Stande unserer Erkenntnis, sowohl der erkenntnis-

theoretischen wie der physikalischen, überhaupt nicht mehr entsprechen. Solche Voraussetzungen sind der cartesianische Dualismus zwischen „Materie" und „Psyche"[1]), die geschlossene Naturkausalität. Wichtiger als diese bis zur Erschöpfung diskutierten klassischen Formulierungen erscheint uns, das Problem vom heute erreichten Zustand unseres Wissens neu zu erschließen, und wir möchten annehmen, daß sich hier neuartige Lösungsmöglichkeiten eröffnen.

d) Vitalismus und Naturgesetzlichkeit

Wir haben schon in unseren einleitenden Bemerkungen betont, daß die Annahme, es handle sich beim Vitalismusstreit um die Geltung des Kausalprinzips, nicht stichhaltig sei. Wenn z. B. M. Hartmann (1925, S. 2) fragt: „ob dem Kausalprinzip allgemeine und alleinige Geltung auch für die Erscheinungen der organischen Welt zukommt oder ob bei ihnen das Ganze einen irgendwie bedingenden Einfluß auf die Gestaltung der Teile ausübt", so ist diese Frage nicht recht verständlich. Denn wenn auch „das Ganze einen bedingenden Einfluß ausübte", so wäre das doch ein ursächlicher Einfluß, und das „Kausalgesetz" würde dabei allgemeine Geltung auch für die Erscheinungen der organischen Welt besitzen. Die Entelechie wird ja, wie bereits erwähnt (vgl. S. 38), gerade zum Zwecke der kausalen Erklärung der organischen Vorgänge eingeführt; auch der Vitalismus ist Determinismus (vgl. Driesch, 1928, S. 289f.), und es liegt, wie Wagner richtig betont, keineswegs im Begriff der Kausalität, daß es nur eine einzige Art von ihr, nämlich die mechanische, geben dürfe — da wir doch in unserer Erfahrung zumindest noch eine andere, nämlich die psychische, kennen. Das bloße Kausalprinzip kann weder aussagen, wie vielerlei und welche Kategorien von Ursachen und Erscheinungen überhaupt existieren, noch welche von ihnen im einzelnen miteinander verknüpft sind. Es kann darum nicht ohne weiteres als entscheidender Beweis gegen den Vitalismus hingestellt werden (vgl. Bavink, 1930, S. 352ff.).

Richtig ist freilich, daß mit der Einführung vitalistischer Faktoren die exakte Voraussage von Lebensvorgängen unmöglich wird. Nicht deshalb, weil die Entelechie „frei" wäre, wohl aber, weil die Natur und Wirkungsweise der Entelechie letzten Endes unerforschbar bleibt, wir niemals wissen können, wie sich dieser Faktor bei einem uns noch unbekannten Geschehen erhalten wird. Das gibt denn auch Driesch (1928, S. 290) unumwunden zu: wenn auch eine höchste Vernunft, die alle Tatsachen der anorganischen Natur und alle intensiven Mannigfaltigkeiten der Entelechien und Psychoide kennen würde, die Handlungen eines Psychoids voraussagen könnte, so ist das doch der menschlichen Vernunft unmöglich, weil diese die Entelechie nicht vor ihrer Manifestation kennt.

Wie verhält sich nun aber die Entelechie zur physikalischen Gesetzlichkeit? Die Vitalisten bemühen sich zu zeigen, daß das Wirken der Entelechie wenigstens nicht mit dem allgemeinsten, apriorischen Prinzip der Physik, dem ersten Hauptsatz, in Konflikt gerät.

[1]) Die moderne Physik hat den Begriff der „Materie" aufgelöst; sie betrachtet die Naturgesetze lediglich als Ausdruck mathematischer Relationen an einem an sich gleichgültigen Etwas (vgl. bes. Eddington, 1930, z. B. S. 284 ff.).

Die Regulationen werden von den Vitalisten als ohne Energieänderung verlaufende Vorgänge hingestellt. Ein einfaches Beispiel wäre die Richtungsänderung einer Bewegung auf einer Potentialfläche. „Es ist ein häufiger, aber grober Irrtum, daß Verschiebungen innerhalb eines Potentialniveaus keines Energieaufwandes bedürften. Man verschiebe doch einen Körper auf völlig wagrechter Fläche oder ändere die Richtung seiner Bewegung, ohne ihm kinetische Energie mitzuteilen! Die wird freilich geschwind als Reibungswärme wieder ausgegeben; und es ist also keine betrügerische Buchführung, wenn das System hinterher als unverändert notiert wird. Doch immer mußte der energiefordernde Anstoß erfolgen. . . . Oder die Entelechie erhält die Vollmacht, energetisches Geschehen nur zu beschleunigen, nicht zu steigern; nur zu suspendieren, nicht zu mindern: wie ist es? bleibt das heilige Prinzip dann gewahrt? Es sagt ja wohl nichts darüber, ob z. B. eine chemische Reaktion heute oder in tausend Jahren stattfinden solle? Aber gewiß! Wenn manche exothermale Verbindungen nicht sofort geschehen, so liegt das daran, daß die labileren Molekeln einstweilen noch soso zusammenhalten; sie müssen durch Wärme, Elektrizität, Strahlen, Einwirkung von Katalysatoren gesprengt werden: heißt das etwa nicht Arbeitsleistung?“ (Schultz, 1929, S. 18 f.).

Es fällt darum äußerst schwer, mit jenen Vorstellungen einen Sinn zu verbinden, die Driesch in detaillierter Form entwickelt hat, um zu zeigen, wie das Wirken einer Entelechie ohne Verstoß gegen das Energieprinzip möglich wäre. Erstens die Suspensionstheorie: als Beispiel schlägt er vor, daß ein mit der Geschwindigkeit v sich bewegender Körper in eine elastische Kugel, etwa einem Gummiball, eindringe; er wird eine Zeitlang mit abnehmender Geschwindigkeit eindringen, zur Ruhe kommen und sich dann in entgegengesetzter Richtung mit zunehmender Geschwindigkeit bewegen. Es werde nun dieser Prozeß suspendiert in dem Augenblick, in welchem der Körper ein Drittel seines Weges in die elastische Kugel hinein zurückgelegt hat; und es wird behauptet: der Prozeß der Suspension hat mit dem Betrag an Energie nichts zu tun, wiewohl er mit der Trägheit in Konflikt kommt, vorausgesetzt, daß nach Aufhören der Suspension die mechanischen und energetischen Ereignisse ihren Lauf an dem Punkt aufnehmen, an welchem sie unterbrochen wurden. Wir müssen aber gestehen, nicht einzusehen, wie die unräumliche Energie als nichtenergetischer Faktor einen Körper mit bestimmter Energie zu stoppen vermag, ohne ihm den gleichen Energiebetrag entgegenzustellen. Zur Suspension der Bewegung des eindringenden materiellen Körpers müßte die Entelechie, die selbst ja unräumlich ist, sich doch der materiellen Teile des Gummiballs bedienen; sie müßte den Massenteilchen eine Beschleunigung nach außen erteilen, in einem Betrag, daß die Energie des eindringenden Körpers gerade paralysiert wird, und nach der Aufhebung der Suspension müßte sie dem Körper wiederum jene Energiemenge geben, die er vor ihr besessen hat. Unter diesen Voraussetzungen würde allerdings die Energie des Körpers vor und nach der Suspension die gleiche sein; trotzdem wäre aber nicht nur der Widerspruch zum Trägheitsprinzip, sondern auch zum Energieprinzip gegeben, weil ja die Energie zur Stoppung und Wieder-in-Bewegungsetzung des Körpers durch Vermittlung der Entelechie „aus nichts“ entstehen müßte. Analoges gilt zweitens für den „Transport“ mechanischer Energie durch Drehung von Atomsystemen, indem deren Energie aus einer Achse in die andere verlegt wird — wobei abermals der Energiebetrag des Systems ungeändert bleibt. Hier gilt der obige Einwand, daß beim Transport auf einer Potentialfläche doch der „nichtenergetische“ Faktor genau so wirken muß wie eine Energie. Für die dritte Theorie „der realisierten Bedingungsgleichungen“, in der die Entelechie immaterielle, absolut elastische Widerstände setzt, gilt Ähnliches wie für die Suspensionslehre. Es gelingt also den Vitalisten der Nachweis keineswegs, das entelechiale Wirken mit dem ersten Hauptsatz zu versöhnen.

Jedenfalls können wir sagen, daß der Vitalismus aller Schattierungen sich in Gegensatz stellt zu einer allgemeinsten Voraussetzung der naturwissenschaftlichen Forschung, die sich bis jetzt immer im höchsten Grade nutzbringend und fruchtbar erwiesen hat. Die Naturwissenschaft betrachtet objektive, raumzeitliche Erscheinungen; ihre oberste Maxime ist es, das raumzeitliche Geschehen durch raumzeitliche Beziehungen zu erklären. Sobald wir die Möglichkeit zulassen, daß in das Lebensgeschehen un- oder überräumliche Prinzipien eingreifen, so bedeutet das, daß die Biologie als eine objektive Naturwissenschaft unmöglich ist und wir uns mit einem intuitiven oder spekulativen Verstehen der Lebenserscheinungen, mit einer einfühlenden Betrachtung oder einer Metaphysik des Lebens begnügen müssen. Wenn also der Vitalismus auch nicht mit der Kausalität schlechthin in Widerspruch steht, so doch mit der naturwissenschaftlichen Voraussetzung der objektiven Erklärung raumzeitlicher Vorgänge. Wäre also der Vitalismus bewiesen, so bedeutete das die Unmöglichkeit der Biologie als einer objektiven Naturwissenschaft, und es erklärt sich der sozusagen instinktive Widerwillen, den der Naturforscher gegen den Vitalismus empfinden muß — auch dann empfinden muß, wenn er keineswegs bedingungslos der mechanistischen Dogmatik anhängt. Zu einer derartigen Resignation aber liegt keinerlei Veranlassung vor, da bis jetzt kein einziger Lebensvorgang bekannt ist, bei dem der Beweis des Vitalismus (nicht nur die Widerlegung der Maschinentheorie!) gelungen wäre. Halten wir weiter die ungeheuren Erfolge, welche die Wissenschaft mit jener Voraussetzung „objektives Geschehen mit objektiven Prinzipien zu erklären" bis jetzt erreicht hat, zusammen mit der Fragwürdigkeit der Versuche, auf vitalistischem Boden naturwissenschaftlich brauchbare Erklärungen zu liefern, so muß das abschließende Urteil auch bei gewissenhaftester Abwägung des Für und Wider die unbedingte Ablehnung des Vitalismus sein.

Wir haben den Vitalismus als Grundlage einer wissenschaftlichen Theorie abgelehnt. Über seine Bedeutung als Metaphysik haben wir nicht zu sprechen. Es scheint uns in der Tat, daß die Schwierigkeiten des Vitalismus in dem Augenblick verschwinden, wo er darauf verzichtet, eine naturwissenschaftliche Theorie zu sein und sich auf sein eigentliches Wesen besinnt. Im metaphysischen Bereiche finden die psychische Deutung der Wirklichkeit, das unbewußte und überpersönliche Seelische jenen Platz, den ihnen die Naturwissenschaft nicht gewähren kann. Nicht naturwissenschaftliche Erklärungen bedeuten sie dann mehr, sondern lebensvolle Ausdrücke des mythischen Gefühls, Metapher und Allegorien des Unaussprechlichen. Durch seine eigentümliche Zwitterstellung zwischen Naturwissenschaft und Dichtung bringt sich der Vitalismus um seine Wirkung. Indem er die organische Ganzheit statt in der räumlichen Natur in einem transzendenten Lebensprinzip sucht, kann er keine theorienkonstituierende Wirkung in der Biologie entfalten. Er bleibt eine metaphysische Betrachtungsweise, während es zweifellos die Aufgabe der Zukunft ist, die von ihm aufgerollten und vom Mechanismus wenigstens in seinen bisherigen Formen nicht angreifbaren Probleme zum Gegenstand

naturwissenschaftlicher Forschung zu machen. Andererseits aber bringt er sich um seine metaphysische Wirkung, indem er die mythische Schau der Allbeseeltheit, die aller Metaphysik zugrunde liegt, gerade dadurch ihrer Tiefe beraubt, daß er sie — die aus ganz anderen Seelenbereichen entspringt — selbst intellektualisiert, indem er das Seelische als „wirkenden Faktor" in die Naturwissenschaft hineinzieht[1]).

5. Organismische Biologie[2])

a) Die Überwindung des Mechanismus-Vitalismus-Streites

In eine kürzeste Formel zusammengefaßt, können wir die Problematik der beiden Auffassungen in der Biologie in folgendem Satz aussprechen: der „Mechanismus" (im Sinne der bisher praktisch angewendeten, physiko-chemischen Erforschung der Einzelerscheinungen im Organismus) bietet keine Handhabe gerade zur Erklärung der spezifischen Lebenskennzeichen; der Vitalismus erkennt das Moment der organischen Ganzheit, führt sie aber auf einen metaphysischen oder psychistischen Faktor zurück und verzichtet damit auf eine naturwissenschaftliche Erklärung. Es wird also das Bestreben sein müssen, eine neue Lebensauffassung zu begründen, die — gegenüber dem bisherigen Mechanismus — der organischen Ganzheit gerecht wird, diese aber — im Gegensatz zum Vitalismus — naturwissenschaftlicher Untersuchung zugänglich macht. Wir möchten den Versuch zur Überwindung von Mechanismus und Vitalismus als Forschungsmethode „organismische Biologie" und als Versuch einer Lebenserklärung „Systemtheorie des Lebens" nennen.

Zunächst noch eine kurze Erwägung! Wir sahen ausführlich, daß auch der Vitalismus letzten Endes in der Maschinentheorie des Lebens seinen Ursprung hat. Er überwindet nicht die Maschinenfiktion, sondern ergänzt sie nur durch seine Vitalfaktoren. Der Fehler des Vitalismus war es also, daß er die organische Ganzheit nicht im lebendigen System selber suchte, sondern in einer zu dessen atomistischen Teilen aus dem Unräumlichen hinzutretenden Entelechie. Schon daraus können wir einigermaßen absehen, wohin eine andersartige, neue Betrachtungsweise abzielen muß. Auf die problematische Maschinenfiktion haben wir zu verzichten; wir haben auszugehen von einer schlichten Konstatierung der tatsächlichen Gegebenheit des Lebendigen: wir beginnen mit dem der Erfahrung entnommenen Begriff des Organismus, den es theoretisch zu begründen gilt.

Mechanismus (in seinen bisher betrachteten Formen) und Vitalismus können die elementare Gegebenheit des Organismus-Seins beide nicht er-

---

[1]) Es ist der Erwähnung wert, daß der unübertroffene Meister aller modernen Vitalisten, klarer als seine Epigonen, dies Verhältnis vollkommen eingesehen hat. Ed. v. Hartmann betont in seiner „Kategorienlehre" (S. 462), daß die Naturwissenschaft nichts mit den Hypothesen über das Unbewußte zu tun hat; er hat die Grenze zwischen Naturwissenschaft und Metaphysik scharf eingesehen, die man später, zum Schaden beider, verwischte.

[2]) B. nach Übersicht S. 46.

fassen, der eine nicht, weil er — in seiner atomisierenden Einstellung — dafür keine Begriffsbildung besitzt, der andere nicht, weil er es statt in der objektiven Natur im Unräumlichen und Metaphysischen sucht.

b) Das Leben als Systemeigenschaft

Das wesentliche Moment am Lebensphänomen, das dennoch bis jetzt nicht ausreichend beachtet wurde, ist, daß die Lebenserscheinungen des Stoff- und Kraftwechsels, der Entwicklung, der Reizbarkeit u. s. f. ausschließlich an wohl individualisierten[1]), mehr oder weniger kompliziert aufgebauten Naturkörpern vorkommen, die wir „Organismen" nennen und die freilich untereinander außerordentlich verschieden sind: Schleimpilz, Amöbe, Eichbaum, Fisch, Mensch.

Es gibt keine „lebendige Substanz", sondern nur lebende Organismen. Schon der Schleimpilz ist kein „Tröpfchen Protoplasma", kein Tröpfchen „lebendiger Substanz", sondern eine Organisation, deren Verständnis weit über unser gegenwärtiges Erkennen hinausgeht. Das beweist schon jener bekannte Versuch, ein sich eben zur Bildung des Fruchtkörpers anschickendes Plasmodium eines Schleimpilzes im Mörser leicht zu verreiben; wiewohl die Substanz quantitativ ungeändert bleibt, wird die Organisation durch die Mißhandlung unwiederbringlich zerstört. Während das Plasmodium unter normalen Umständen zum zahllose Sporen bildenden Fruchtkörper erstarrt, wandelt es sich nach dem Verreiben in trockener Luft zu einer hornartigen, strukturlosen Masse; wird das Eintrocknen verhindert, so geht es unter dem Einfluß von Bakterien in Fäulnis über, welcher das lebende Protoplasma nicht ausgesetzt ist (Reinke, 1912, S. 250f.). Die Grundlage des Lebens beruht also auf etwas ganz anderem, als auf den rein chemischen Eigenschaften der im Plasma vorhandenen Verbindungen; schon dieser einfache Versuch zeigt, daß die Zerstörung der Organisation zugleich die Zerstörung des Lebens bedeutet. Wenn wir früher darauf hinwiesen, daß wahrscheinlich dem Tode keine durchgreifende Veränderung oder Zersetzung der Lebensmaterie entspricht, so sehen wir nun, daß dieser nur eine Zerstörung der organisierenden Beziehungen, welche die organischen Stoffe zu einem höheren Gefüge vereinigen, bedeuten kann. Es ist beim Lebewesen ebenso wie bei der Uhr, die man öfters als Analogon herangezogen hat. Die chemische Zusammensetzung beider bleibt qualitativ und quantitativ durch das Zerstampfen im Mörser ungeändert, aber das Uhrwerk und das Lebewesen wird unwiderruflich dadurch zerstört. Die Lebenseigenschaften sind Systemeigenschaften, die der Organisation der Stoffe und Vorgänge entspringen und müssen deshalb bei der Zerstörung derselben verschwinden. Darum sind auch die organischen Verbindungen, die wir bis jetzt analysierten und noch analysieren werden, durch keinerlei grundlegende Verschiedenheiten vor den „toten" Verbindungen ausgezeichnet; daß den Organismen die Lebenseigenschaften zukommen, danken sie nicht einer besonders merkwürdigen dieser Verbindungen,

[1]) Zum Begriff der Individualität vgl. Haering, 1926.

sondern sie danken es dem System, zu welchem diese organisiert sind. Wie der Tod nicht die Zerstörung der organischen Stoffe, sondern die der Organisation dieser Stoffe ist, so ergibt umgekehrt das bloße Gemisch der den Organismus zusammensetzenden Stoffe noch keinen Organismus, weil eben die vitale Ordnung fehlt. Es gibt keine „lebende Substanz", weil das grundlegende Merkmal des Lebens die Organisation von Substanzen ist.

„Die Vielzahl endlicher lebendiger Einzelwesen unterscheidet das Leben in durchaus bestimmter Weise von der unbelebten Natur. Es nimmt nicht etwa ein bloß quantitativ faßbarer Lebensstoff, etwa ein ‚Lebensbrei' die Biosphäre der Erde ein, sondern sie wird von räumlich geschiedenen Einzelformen belebt. Die Einzelwesen sind keine Dauerkonfigurationen ihrer diskreten Letztteile, wie etwa die Kristalle, sondern in beständiger Umwandlung ihrer Bestandteile begriffene, dem ‚Stoffwechsel' unterworfene, im ‚Tode' endigende Erscheinungen. Es findet, soviel wir wissen, keine Neuentstehung von Lebewesen statt, sondern die Einzelwesen sind in dem Kontinuum der ‚Fortpflanzung' miteinander verbunden" (Schaxel, 1922, S. 309ff.). „Leben begegnet mir in der Natur, also abgesehen von meinem eigenen Erleben, in der Vielzahl der lebenden Einzelwesen in räumlich und zeitlich begrenzter Erscheinung." Die zeitliche Grenze ist in der einen Richtung der Tod, in der Richtung des Anfangs — minder scharf begrenzt — die Vereinigung der Gameten zur Zygote oder diese ersetzende Vorgänge. Das Einzelwesen ist in zweifacher Hinsicht Teil eines größeren Zusammenhanges: rückwärts wurzelt es in der Vorfahrenschaft, wie es selbst fortpflanzend die lebendige Folge fortsetzt; durch Geschlechtsakte geht es seitliche Verbindungen ein.

In noch größerem Zusammenhang kann das Leben als nicht diskontinuierlich, sondern als einheitlicher, sich über die Generationen erstreckender Zusammenhang betrachtet werden. Das liegt in der Natur der „gestaltlichen" Weltbetrachtung, welche fortschreitend immer höhere „Organisationen" ins Auge fassen muß.

Analoges gilt für die Lebensvorgänge. Wie schon gesagt, weisen die einzelnen Vorgänge im lebenden Organismus keinerlei qualitative Besonderheiten gegenüber solchen an „totem", d. h. anorganischem oder abgestorbenem Material auf und sie können zu einem bedeutenden Teil an toten Modellen nachgeahmt werden. Die chemischen Vorgänge des Stoffwechsels eines lebenden Organismus z. B. sind natürlich qualitativ andere, als die Vorgänge an seiner Leiche; aber — solange wir diese Reaktionen einzeln betrachten — vermögen wir gar keinen prinzipiellen Unterschied aufzufinden zwischen jenen chemischen Formeln, welche die Abbau- und Aufbauprozesse innerhalb eines lebenden Organismus charakterisieren, und jenen, die von den analytischen und synthetischen Vorgängen in der unbelebten Natur oder auch an der sich zersetzenden Leiche handeln. Der prinzipielle Gegensatz zwischen Leben und Tod tritt erst dann zutage, wenn wir nicht mehr die Einzelprozesse, sondern die Gesamtheit aller Prozesse innerhalb eines Organismus oder auch innerhalb eines relativ selbständigen Teilsystems eines solchen betrachten. Dann finden wir, daß alle diese physiko-chemischen Prozesse nicht regellos durcheinanderlaufen, sondern im allgemeinen so geordnet sind, daß sie dessen Erhaltung

verbürgen, resp. zur Herstellung eines sich längere Zeit erhaltenden Endzustandes oder zur Erzeugung ähnlicher Systeme führen. Diese Ordnung der Prozesse ist das klarste, ja das einzige Unterscheidungsmerkmal der Lebensvorgänge vor den gewöhnlichen physiko-chemischen Prozessen; dadurch unterscheidet sich das Geschehen im lebenden Organismus wesentlich von den Reaktionen, die sich etwa am verwitternden Stein oder an der Leiche abspielen.

Weil es zum Wesen der Lebensvorgänge gehört, daß sie sich an einem individualisierten Organismus abspielen, so kann der Versuch zu keinem Erfolge führen, das Lebensgeschehen restlos in Teilprozesse aufzulösen, die an voneinander unabhängigen Einheiten ablaufen, in die man den Organismus gedanklich zerschlagen wollte (Zellen in der Theorie vom „Zellenstaat", einzelne Entwicklungsmaschinchen, Determinanten in der Weismannschen Theorie u. s. f. — letzten Endes einzelne, chemische Verbindungen in der geforderten Auflösung des Lebensgeschehens in Physiko-Chemie). Es ist das Moment der „Regulation", das sich jedem derartigen Versuch entgegenstellt. Die Reaktionen in irgendeinem Einzelteil hängen in weitem Umfang nicht nur von den Zuständen in diesem, sondern vom Zustande übergeordneter Teile oder des Gesamtorganismus ab. Darum muß man in weitem Bereich zu genügendem Verständnis den Organismus als ein einheitliches System betrachten, nicht als eine bloße Summe von Einzelmaschinchen.

Zusammenfassend können wir also definieren: Ein lebender Organismus ist ein in hierarchischer Ordnung organisiertes System von einer großen Anzahl verschiedener Teile, in welchem eine große Anzahl von Prozessen so geordnet ist, daß durch deren stete gegenseitige Beziehung innerhalb weiter Grenzen bei stetem Wechsel der das System aufbauenden Stoffe und Energien selbst wie auch bei durch äußere Einflüsse bedingten Störungen das System in dem ihm eigenen Zustand gewahrt bleibt oder hergestellt wird oder diese Prozesse zur Erzeugung ähnlicher Systeme führen.

Diese Definition scheint allen Ansprüchen zu genügen, die man vernünftigerweise an eine Lebensdefinition stellen kann. Eine ausführliche Kritik der verschiedenen Lebensdefinitionen hat A. Meyer (1926, S. 21ff.) geliefert. Abgesehen von den ihr Ziel nicht erreichenden „inbegrifflichen Scheindefinitionen" (die in versteckter Form von dem zu Definierenden zum Zweck der Definition Gebrauch machen und also einen logischen Zirkel bedeuten) und den chemisch-physikalischen Definitionen (z. B. Auerbachs Definition des Lebens als eines ektropischen Vorgangs, der ein keineswegs bewiesener Sachverhalt zugrunde liegt) sind von den „allgemeinen Inbegriffsdefinitionen" zunächst wichtig jene, deren Typus die Lebensdefinition Rouxs durch die „Autoergasien" des Organismus ist: Selbstveränderung, Selbstausscheidung, Selbstwiederbildung, Selbstwachstum, Selbstbewegung, Selbstteilung, Vererbung, zu denen noch die Selbstregulation in allen diesen Funktionen hinzukommt (vgl. z. B. 1915). Rouxs Elementarfunktionen sind jedoch echte „Modale", d. h. wenigstens vorläufig typisch organische Phänomene. Mit ihrer Hilfe kann man daher wohl das Leben sinngemäß beschreiben, aber nicht definieren im strengen logischen Inbegriffssinne. Eine solche Definition darf keinerlei Momente enthalten, die das zu Definierende

implicite vorwegnehmen. So bleibt nach MEYER als eine annähernd befriedigende Lebensdefinition nur diejenige UNGERERS (1919, S. 249): „Der Organismus ist ein Naturding von einem hohen Mannigfaltigkeitsgrad der es zusammensetzenden Stoffe, ihrer Anordnung und der an ihm vor sich gehenden Veränderungen, bei dem ein großer Teil der Vorgänge so verläuft, daß sie die Erhaltung der Ganzheit dieses Naturdinges bedingen oder zur Erzeugung und Erhaltung von Naturdingen derselben Art führen." Immerhin meint MEYER, gegen UNGERERS Definition einwenden zu müssen, daß auch diese logisch einwandfreie Inbegriffsdefinition sich sachlich als zu weit herausstellen wird, da Ganzheitszüge auch in der anorganischen Natur vorkommen.

Unsere Definition — deren Grundmomente der „hierarchischen Ordnung" und der „Ordnung der Vorgänge bei stetem Wechsel der Systemteile" hier einigermaßen dogmatisch hingestellt seien und später ihre weitere Untersuchung erfahren werden — scheint den angegebenen Schwierigkeiten in weitem Maße zu entgehen. Zunächst ist sie eine echte Inbegriffsdefinition, indem organische „Modale", Merkmale des eben erst zu definierenden Lebens, in ihr nicht vorkommen. Alle jene z. B. von ROUX aufgezählten Lebenscharakteristika werden in ihr überhaupt nicht genannt, sondern sind vielmehr aus ihr theoretisch abzuleiten, s. u.

Zweitens gibt die Definition die notwendigen, aber auch hinreichenden Bedingungen an, welche ein Naturding erfüllen muß, damit es „lebendig" genannt werde. Die angeführten Merkmale sind notwendig; denn ein Naturding ohne Organisation und ohne deren Erhaltung im Wechsel der Systemteile durch gegenseitige Beziehung der Vorgänge wäre eben kein „Lebewesen". Selbstredend darf man gegen die Definition nicht einwenden, daß in Ruhezuständen (Cysten, Sporen, Samen u. s. f.) die von ihr geforderten Prozesse ganz oder fast ganz zurücktreten. Wenn wir derartige Gebilde als „lebendig" bezeichnen, so geschieht das nur darum, weil sie die „Fähigkeit" haben, unter entsprechende Verhältnisse versetzt oder zurückversetzt, die geforderten Prozesse zu leisten; vermögen sie das nicht, dann sind sie „tot". Zur Definition können wir selbstverständlich nur das „volle" Leben verwenden, nicht dessen zeitweilige Erlahmung oder Unterbrechung. Ebenso darf gegen die Definition nicht eingewendet werden, daß selbstredend allzu tief greifende Veränderungen des Systemzustandes die weitere Erhaltung desselben unmöglich machen. Die Grenzen der Systemerhaltung sind in jedem Einzelfall zu bestimmen und können prinzipiell stets exakt angegeben werden.

Andererseits ist die Definition hinreichend, um das Leben exakt von in gewissem Grad ähnlichen Erscheinungen, also vor allem den anorganischen „Gestalten", abzugrenzen. Ein Kristall etwa hat eine hierarchische Ordnung nur in bescheidenem Maße (über dem „Organisations"niveau des Moleküls nur dasjenige der Raumgitter) und entbehrt des steten Wechsels der ihn aufbauenden Stoffe und Energien bei Aufrechterhaltung seines Systemzustandes. Umgekehrt weisen anorganische, stationäre Zustände, wie der regulierte Wasserstrahl, der stationäre, elektrische Strom in einem Leiter, wohl den geforderten Wechsel der Systemelemente auf, das Geschehen in ihnen erscheint aber nicht zur Erhaltung des Systemzustandes geordnet (der vielmehr von außen, durch eine entsprechende „Maschinerie" erhalten

wird). Ein elektrostatisches oder chemisches Gleichgewicht wieder genügt der Bedingung der Ordnung der Vorgänge zur Erhaltung des Systemzustandes, aber es fehlt der stete Wechsel der das System aufbauenden Elemente. Und allen diesen zuletzt genannten Systemen — wie etwa auch der Flamme — fehlt die geforderte Organisation. Auch die kompliziertesten „Gestalten" werden durch unsere Definition reinlich vom Lebendigen abgegrenzt. Auch wenn wir z. B. mit RASHEVSKY (s. u. S. 96f.) betonen, daß Wiederherstellung nach Störung nicht bloß den Kristallen zukommt, sondern auch weit komplizierteren, inhomogenen Systemen, so können wir doch auch bei diesen (z. B. vielphasigen kolloidalen Systemen) nicht von einer hierarchischen Ordnung sprechen. Hätten wir aber ein Gebilde, das tatsächlich allen angeführten Bedingungen genügt und nicht nur — wie die bisherigen Lebensanalogien — irgendeiner einzelnen: also etwa ein Polydispersoid in hierarchischer Ordnung, in welchem fortwährender Zerfall und Ausfuhr der Einzelteile und deren Neuaufbau durch Außenweltsmaterien (etwa durch Autokatalyse) stattfindet, das durch Überkompensation neue Systeme erzeugt — dann würden wir eben sagen, dies System sei ein „Lebewesen". Der Sinn der Lebensdefinition ist nicht, eine absolute Kluft zwischen „Lebendigem" und „Totem" zu setzen — ein Unternehmen, das sich immer noch als undurchführbar erwiesen hat —, sondern vielmehr lediglich, jene Gesetzlichkeiten anzugeben, welche für das Organische als grundlegend zu betrachten sind.

Endlich trennt unsere Definition das Lebendige auch von den Maschinen. Gewiß können wir bei der Maschine von „Organisation" sprechen (vgl. oben S. 50), gewiß haben wir in der Maschine eine Ordnung der Vorgänge, welche durch geeignete Vorrichtungen auch selbstregulierend sein kann — aber eine Maschine ist ein „heteronomes" Ding, die Vorgänge in ihr sind geordnet zur Verrichtung gewisser Leistungen oder Hervorbringung gewisser Produkte, nicht zur Erhaltung des Systems selbst bei fortwährendem Wechsel seiner Teile.

Unsere Definition ist und will endlich sein das allgemeinste Grundgesetz der biologischen Theorie[1]), aus dem deduktiv Gesetzlichkeiten des Gebietes ableitbar sein sollten, die in impliziter Form in den beiden Momenten des „dynamischen Gleichgewichts" und der „hierarchischen Ordnung" enthalten sind. Ob es vielleicht notwendig ist, als grundlegendes Definitionsmoment den „historischen Charakter" des Lebendigen einzubeziehen, vermögen wir noch nicht zu sagen. Einer derartigen Erweiterung der Definition und damit der etwaigen Einführung eines dritten, grundlegenden Prinzips steht nichts im Wege.

In aller Kürze seien noch ein paar der unsrigen ähnliche Lebensdefinitionen genannt. SPENCER (1876, S. 63) definierte das Leben zuerst als die „Koordination von Vorgängen", welche Definition freilich, wie er selbst bemerkt, zu weit ist, indem sie etwa das Sonnensystem mit seinen regelmäßigen Bewegungen und sich selbst

[1]) Nach MEYERS Ausdruck: eine „Inbegriffsdefinition", die theorienkonstituierend wirken kann, indem es möglich ist, aus ihr auf deduktivem Wege Einzelgesetzlichkeiten abzuleiten.

ausgleichenden Störungen einschließt. Der folgende Satz SPENCERS ist wert, wiedergegeben zu werden: „Ebenso wie es viel weniger die chemischen Elemente sind, welche das Wesen eines Organismus ausmachen, als die Anordnung derselben zu besonderen Geweben und Organen, so sind es weniger die ungleichartigen Veränderungen, in denen das Leben besteht, als die bestimmte Kombination derselben. Sehen wir zu, was dann aufhört, wenn das Leben aufhört. In einem toten Körper finden ungleichartige Veränderungen, sowohl gleichzeitige als aufeinanderfolgende, statt. Was ist also verschwunden? Die bestimmte Kombination ist verschwunden" (S. 74). Die erwähnte Definition scheint SPENCER ungenügend, weil sie die Beziehung der Veränderungen in den Organismen zu den Veränderungen der Umwelt nicht zum Ausdruck bringt, und er gelangt darum zu seiner abschließenden Lebensdefinition (S. 86): „die fortwährende Anpassung innerer Relationen an äußere Relationen". Natürlich ergibt auch diese Definition keine genügend scharfe Abgrenzung gegenüber anorganischen Gestalten; im übrigen wurde das in ihr enthaltene Moment auch in unserer Definition zum Ausdruck gebracht. GOETTE (1920, S. 318) definiert: „Das Leben ist die Selbsterhaltung eines Individuums durch die Korrelation seiner Funktionen", wobei freilich weder die Ordnungsart des stofflichen Lebensträgers, noch der Wechsel desselben zum Ausdruck gebracht wird, so daß auch diese Definition auf „Gestalten" anwendbar ist (ganz abgesehen von den Schwierigkeiten des Begriffes „Individuum" und „Funktion"). Schließlich noch die Definition von SCHULTZ (1929), nach der das Wesen des Organischen ist, daß es durch und durch gegliedert, und des Lebensgeschehens, daß es auf die Herstellung und Erhaltung der organischen Form gerichtet ist („Typovergenz"). In dieser Definition sind die Merkmale des Lebendigen angedeutet; jedoch ist das Wesentliche des Lebens nicht die äußerlich visuelle „Form", sondern die später näher zu definierende „hierarchische Ordnung", die durch dynamische Relationen gegebene, stufenweise Organisation. Wir wollen den Leser nicht durch eine Häufung weiterer Beispiele ermüden; jedenfalls dürften diese Beispiele zeigen, daß in unserer Definition die wesentlichen Charakterzüge des Lebendigen enthalten sind.

Wir können unseren bisherigen Ausführungen die Formulierung geben: der Begriff des Organismus nimmt in der Biologie eine ähnlich zentrale Stellung ein, wie der Energiebegriff in der Physik. Und damit haben wir einen Satz aufgestellt, der — wiewohl er sich mit unmittelbarer Notwendigkeit aus dem Bisherigen ergibt — dennoch in stärkstem Gegensatz zu weitverbreiteten Anschauungen in der Biologie steht. Wir wagen den Ausspruch: sollte ein hypothetisch-deduktives System in der Biologie möglich sein, so wird der Begriff des Organismus dessen oberster Begriff sein müssen, weil eben das eigentliche Wesen des Lebens in der Organisation der Stoffe und Vorgänge liegt. Unser Satz besagt nichts anderes als die schon formulierte und zu bisherigen Anschauungen gegensätzliche Forderung: daß es zur Erkenntnis des Lebens ganz und gar nicht ausreicht, wenn wir die einzelnen Teile und Vorgänge im Organismus aufs allergenaueste kennen, sondern daß wir von einer solchen Kenntnis erst dann sprechen dürfen, wenn wir die Gesetze kennen, welche die Ordnung aller dieser Teile und Vorgänge untereinander beherrschen. Die Notwendigkeit dieser Erkenntnis ist aber heute noch keineswegs allgemein eingesehen, geschweige denn, daß die ihr zugrunde liegende Problemstellung schon irgendwie befriedigend gelöst wäre.

c) Verwandte Auffassungen

Natürlich ist die „Systembetrachtung" durchaus nicht eine neue Erfindung sondern kündigt sich in weiten Gebieten der biologischen Forschung an. Vor allem die kolloidchemische Betrachtungsweise zielt ja darauf hin, die Zelle als ein Polydispersoidsystem zu betrachten, und ihr ist deshalb die Ablehnung des Begriffes der „lebenden Substanz" und die Einsicht, daß das Wesentliche am Leben die Ordnung der Stoffe und Vorgänge ist, geläufig (vgl. unten S. 243), wenngleich sie über das eigentliche Problem der Organisation bis jetzt keinen Aufschluß zu geben vermag. So betont ähnlich auch GICKLHORN (1927), daß man nirgendswo in der Natur „lebendige Substanz" kennt; der Untersuchung liegen stets lebendige Systeme als räumliche Gestalten vor. Bei der Analyse wird man sich darum immer vor Augen halten müssen, daß, physiologisch genommen, das Ineinandergreifen das Wesentliche ist und nicht ein Vorgang oder ein Faktor für sich allein, sondern nur als Glied des Ganzen bestimmend wirken kann. Man müsse also im Organismus mehr als bisher ein geschlossenes, organisch gegliedertes Gebilde sehen, das nicht bloß morphologisch aus unter- und übergeordneten Baugruppen besteht, sondern ebenso in seinen Funktionen unter- und übergeordnete Wirkungsgruppen aufweist. Die Frage, ob heute die Möglichkeit einer experimentellen Auswertung solcher Gesichtspunkte bestehe, ist nach GICKLHORN sicher zu bejahen. Weitere Ansätze zur Untersuchung der Systemordnung haben wir bei HIRSCH (S. 13) gefunden; ebenso tragen z. B. die Theorien der Ontogenese durchaus ganzheitlichen Charakter, und wir werden die Entwicklung derartiger Vorstellungen auf zahlreichen anderen Gebieten im Laufe unserer Untersuchungen kennenlernen.

Die bis jetzt umfassendste Darlegung des „organismischen" Problems ist wohl diejenige von RITTER und BAILEY (1928). Die „elemental conception", daß Teile, die als unabhängige Wesenheiten bekannt sind, ihre Ganzen vollständig erklären, zeigte ihre Inadäquatheit auf allen Gebieten der Biologie. Diese Auffassung muß ergänzt werden durch die organismische Hypothese, die anerkennt, daß die lebenden Körper ebenso wirklich und machtvoll sind in der Beeinflussung der anorganischen Elemente, die sie aufbauen, wie diese Elemente die Körper beeinflussen, in die sie eintreten. Der Begriff „Organisation" ist wesentlich für den Begriff „Lebendigsein". Wer die Organismen in einer streng elementaristischen Weise auffaßt, behandelt überhaupt nicht lebende Dinge; er ist nur dem Namen nach ein Biologe.

Auch die Ärzte kommen zu ähnlichen Schlüssen. In großen Systemen, in „lebendigen Gefügen" hängen, wie HÄBERLIN (1926) hübsch ausführt, die organischen Leistungen zusammen. Im Einzeller wie im Metazoon besteht eine ungeheure Fülle des Ineinandergreifens unzähliger Leistungen der Formbildung, des Stoffwechsels, der Kontraktilität, der Sensibilität, der Fortpflanzung, welche Systeme zur Einheit und Ganzheit des Geschöpfes zusammengefügt sind. Zur erschöpfenden Darstellung jedes einzelnen Systems müßten eigentlich alle andern Systeme der verschiedenen Stufen des ganzen Organismus herangezogen werden. — Auf die Bedeutung der „organismischen" Auffassung für die Medizin, speziell die Konstitutionslehre, gedenken wir im zweiten Bande zurückzukommen. Eine ausgezeichnete Darstellung der Bedeutung der vom Verf. vertretenen Anschauung für medizinische Grundprobleme hat H. ZIMMERMANN (1932) geliefert.

Ähnlich die Philosophen. In seiner zu wenig beachteten, bemerkenswerten Untersuchung kommt NIKOLAI HARTMANN (1912) zu den unsrigen vielfach verwandten Gedanken über die Systemnatur des Lebens. Man könnte sich, meint er, von der einfachen Kausalität die Vorstellung machen, als liefen die einzelnen Kausalreihen bloß parallel nebeneinander her. Das entspräche aber schlecht dem naturwissenschaft-

lichen Ursachenbegriff. In diesem ist der durchgehende Zusammenhang das Wesentliche, die Wechselwirkung. Wesentlich ist dabei ebensowohl die einzelne Teilwirkung als die besondere Art der Systembildung. Die einzelnen Kräfte halten sich in einem Kraftsystem gleichsam die Waage; ihr Zusammenbestand muß also ein relativ konstantes Gebilde ausmachen, das seiner Zerstörung einen gewissen Widerstand entgegensetzt. Dabei ist jedes begrenzte System ein Glied eines höheren, und enthält seinerseits kleinere Systeme in sich. Dies Ineinanderbestehen ist kein passives Umschlossensein, sondern ein gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis: gewisse Kraftwirkungen des niederen Systems sind zugleich integrierende Momente des höheren und umgekehrt sind gewisse Grundwirkungen des höheren Systems zugleich mitbestimmend für die spezifische Gestaltung des niederen. Die Lebewesen sind die komplizierteste Ordnung der Kraftsysteme. „Mechanismus" ist durchaus nicht der adäquate Ausdruck für die komplexen Lebenserscheinungen, wenigstens solange man im Mechanismus den Nachdruck auf den einfachen Kausalnexus legt. Was hülfe es der Biologie, sich über einzelne physiologische Teilfunktionen exakte Rechenschaft zu geben, wenn sie die gefundenen Resultate nicht irgendwie auf das „Ganze" des Organismus bezieht? Solche Eingliederung setzt aber die Kenntnis des Ganzen voraus; und letzteres besteht wieder aus einer unübersehbar großen Kette von Bedingungen, deren weitaus größter Teil unbekannt ist. Wird dadurch das Resultat der Spezialwissenschaft entwertet? Es wird offenbar seinen Wert nur dann geltend machen können, wenn das Ganze, in das es hineingehört, sich in irgendeiner Weise vorwegnehmen läßt, wenn auch in abgekürzter Form — z. B. als dasjenige, in bezug worauf alle einzelnen Teilfunktionen zweckmäßig sein müssen. Es handelt sich hier durchwegs um Systemgesetze des Zusammenwirkens.

Die philosophisch bedeutsamste Ausprägung der modernen „ganzheitlichen" Biologie ist wohl die Gestalttheorie, die — ursprünglich von der Psychologie kommend — sich auf biologischem Gebiete fruchtbar erwiesen hat. Der englische Organicism ist der deutschen Gestalttheorie verwandt; diesen Theorien wird das nächste Kapitel gewidmet sein.

Besonders beachtenswert sind die Anschauungen des holländischen Physiologen Jordan (1929). Auch Jordan betont, daß wir schon beim einfachsten Organismus nicht mit lebenden Stoffen, sondern mit lebenden Systemen zu tun haben. „Die Frage wird also zunächst so zu formulieren sein: wie kommt es, daß bei den lebenden Systemen stets diejenigen Erscheinungen auftreten, die auftreten müssen, damit sie sich behaupten können? Man fühlt, daß in dem System ein besonderes Problem gelegen ist, daß also schon beim einfachsten Organismus neben der Frage der Ursächlichkeit der Einzelerscheinungen auch die Frage nach der harmonischen Gruppierung der Einzelerscheinungen aufgeworfen werden müsse." Physik und Chemie sind Wissenschaften der Teilerscheinungen; für die Biologie ist das ganze System das Rätsel. Dieses „Rätsel des Systems" sucht Jordan dadurch aufzulösen, daß er — wie schon erwähnt — der „analytischen Methode" der physiko-chemischen Beschreibung der Einzelerscheinungen die „synthetische Methode" gegenüberstellt, welche den Zusammenhang der Erscheinungen als durch Ambozeptoren verbundener Prozesse beschreibt. Lieber als mit Gleichgewichtssystemen möchte Jordan den Organismus mit einer Maschine vergleichen. Auch eine Maschine ist ein „harmonisches Gleichgewicht" ambozeptorartig verbundener Teile. Freilich sind Maschinen keineswegs in sich geschlossene Ketten solcher Teile; wo diese Ketten offen sind, schließen sie sich an den Menschen an. Eine Lokomotive, die sich selbst erzeugt, in Bewegung erhält, deren Funktionen auf sich bezogen sind und nicht auf die Passagiere des Zuges, ist undenkbar. Die Mechanisten beschränken sich auf die Analyse und schließen ihre Augen für die Rätsel des Systems, der Ganzheit, ja sie gingen oft so weit, die Be-

schäftigung mit diesen Rätseln zu verwerfen; die Vitalisten übersehen die Möglichkeit der Immanenz der Beziehungen und setzen sie neben das System.

Bei dankbarer Anerkennung der Betonung des Systemcharakters durch JORDAN dürfte doch der von ihm vorgeschlagene Weg nicht zur Grundlegung einer theoretischen Biologie führen. Zunächst bedeutet die synthetische Methode nicht eine Theorie des Lebens, sondern das, was wir die „ganzheitliche Beschreibung" nannten, welche die Bedeutung der Einzelvorgänge für den Gesamtorganismus untersucht. Als Lebenstheorie liegt dieser ganzheitlichen Beschreibung bei JORDAN jedoch die Maschinentheorie zugrunde, die eben für den Betriebsphysiologen besonders verlockend ist.

Diese Auffassung ist aber entschieden zu eng. In einem großen Teil der Betriebsphysiologie liegen freilich derartige Maschinenbindungen, ambozeptorartig verbundene Prozesse vor, und hier können wir die in physiko-chemischer Analyse aus dem Gesamtgetriebe herausgelösten Einzelprozesse zu einem synthetischen Gesamtbild des Geschehens zusammenfügen, dessen „Teleologie" in der ambozeptorartigen Verbindung der Prozesse begründet ist. Hier können also einzelne Kausalreihen A—B, B—C analysiert und dann synthetisch zu A—C zusammengesetzt werden. Aber schon hier dürfte das Resultat doch nur in mehr oder minder großer Annäherung richtig sein; denn auch in weitem Maße mechanisierte Funktionen werden nicht nur von den Zuständen in einem zweiten, mit dem betrachteten ambozeptorartig verbundenen Organ, sondern vom Zustand des Gesamtkörpers abhängen. Neben den „maschinellen" Vorgängen speziell im höheren erwachsenen Organismus gibt es jedoch sicher unzählige Prozesse, bei welchen die Auflösung des Geschehens in einzelne Kausalreihen unmöglich ist. Z. B. das Regulationsgeschehen im Keim kann nicht in durch JORDAN-sche Ambozeptoren verbundene Einzelprozesse aufgelöst werden. Indem wir probeweise JORDANS Vorstellungen über die Ontogenese akzeptieren, nehmen wir ein Vierzellenstadium, dessen Blastomeren A, B, C, D heißen. Setzen wir weiter, es seien von jeder Zelle B, C, D ausgehende „Hormone", die in A jene Anlagen unterdrücken, die bei Isolierung desselben jene Teile liefern würden, die im Zusammenhang von B, C und D geliefert werden. Diese „Hormone" würden dann die den Systemzusammenhang gewährleistenden „Ambozeptoren" in JORDANS Sinne sein. Wir können aber das Geschehen gar nicht dem JORDANschen Schema der Analyse der Einzelprozesse und deren Synthese einreihen: denn in unserem Falle gibt es gar nicht eine einsinnige Kausalreihe, wie etwa im JORDANschen Beispiel der Säure-Sekretin-Pankreasabsonderung; wenn nämlich das B-Hormon in A die zur Ausbildung des B-Teiles vorhandenen Anlagen, das C-Hormon die C-Anlagen, das D-Hormon die D-Anlagen hemmen soll, so kann B ja gar nicht sein B-Hormon ausschicken, das in A, C und D die B-Anlagen hemmt, ohne daß es umgekehrt von letzteren Zellen erfahren hat, welchen Teil des Körpers es selbst zu liefern habe. Wäre z. B. A nicht da, so müßten B, C und D zur Erreichung des normalen Formbildungszieles eine ganz andere Leistung vollbringen als im Normalfall. Das kann aber nie erreicht werden, wenn B in maschineller Weise wieder sein gewöhnliches B-Hormon aussendet, das die B-Anlagen in den andern Zellen hemmt, und C und D entsprechendes tun; dann würde ja nach Fortfall des A jeder Teil die ganzen A-Anlagen zur Entfaltung bringen und es entstünde ein Monstrum. B darf also in diesem Falle nicht sein gewöhnliches B-Hormon, sondern vielmehr muß es ein B′-Hormon entwickeln, das in C und D nun nicht nur $^1/_4$, sondern $^1/_3$ der gesamten Potenzen hemmt, eben das, was B nach Entfernung des A zu liefern „beabsichtigt". Das letztere aber kann es wiederum nicht unabhängig von sich heraus bestimmen, sondern muß es sich von den andern Zellen mit vorschreiben lassen, denen es — ex propositione — allererst ihre Bestimmung vorschreiben soll. Dieses freilich sehr schematische Bild kann uns doch das fragliche Problem klar machen, indem es uns deutlich den Zirkel aufweist: das, was A leistet, ist abhängig von den

Einflüssen, die es von B, C und D empfing — diese Einflüsse von B, C und D sind aber ihrerseits abhängig von den von A ausgeübten Einflüssen, u.s.f. in infinitum. Aus dieser wechselseitigen Abhängigkeit können wir also gar nicht Einzelprozesse herauslösen, die durch Ambozeptoren verbunden sind; denn hier ist alles wechselseitig Ursache und Wirkung, in jeder Kausalreihe steckt schon das Gesamtgeschehen als Ursache mit darin. Gerade das ist aber die echte Ganzheit, die „wechselseitige Kausalität" nach KANT, während der von JORDAN in den Vordergrund gestellte Zusammenhang von Maschinenprozessen mit einsinnig fortlaufender Kausalität sozusagen nur eine Pseudoganzheit ist. Gerade diese echte Ganzheit aber kann prinzipiell durch JORDANS Methode der Analyse der einzelnen Kausalketten und deren synthetischer Zusammenfügung nicht erfaßt werden.

Diese „wechselseitige Kausalität" ist absolut nichts Vitalistisches, ja nicht einmal etwas spezifisch Vitales; wenn auch die Analogie mit der Maschine, die Auflösung in Einzelprozesse hier versagt, so ist sie doch schon bei allen „Gestalten", so bei den Gleichgewichtsprozessen, gegeben. Die analytisch festgestellten Gesetzmäßigkeiten der Einzelvorgänge können also gerade bei den am meisten kennzeichnenden Lebenserscheinungen nicht einfach synthetisch zum Gesamtbilde aneinandergefügt werden. Der Organismus als „Gestalt" kann nicht durch die Aneinanderfügung der Einzelerscheinungen aufgebaut werden. Was wir darum brauchen, sind Integralgesetze des Gesamtsystems.

Hinsichtlich der Diskussion der vom Verf. vertretenen „organismischen" Auffassung sei auf die im Vorwort (S. Vff.) gemachten Ausführungen verwiesen.

d) Gestalttheorie und Organizismus

Vergegenwärtigen wir uns, welche Gruppen von Erscheinungen in der physikalischen Welt als Erklärungen biologischer Prozesse in Erwägung gezogen werden können. Wir finden jedenfalls, daß ein großer Teil der physikalisch-chemischen Gesetzlichkeit rein summative Beziehungen betrifft. Wir haben bereits am Eingang unserer Betrachtungen gesehen, daß diese summativen Gesetzmäßigkeiten, wiewohl sie sicher auch im Organischen gelten, uns doch gerade für das Wesentliche des Lebens, dessen Systemcharakter, keinen Aufschluß geben.

Eine zweite Gruppe von Erscheinungen im physikalischen Bereiche, die zur Erklärung organischer Vorgänge in Erwägung gezogen werden muß, sind die Vorgänge an Maschinen. Die Maschinentheorie ist, wie wir zeigten, charakteristisch für jene praktisch fast ausschließlich angewendete Form des biologischen Mechanismus, die wir bis jetzt ausschließlich betrachteten, und die wir den „älteren" Mechanismus nannten. Wir mußten bemerken, daß die Maschinentheorie sowohl in logischer als auch in sachlicher Hinsicht keine befriedigende Erklärung des Lebensgeschehens bietet.

Nun gibt es aber noch eine dritte Gruppe physikalischer Gebilde und Geschehnisse, die mit den organischen Vorgängen parallelisiert werden können und auf deren Grundlage man hoffen könnte, das Lebensgeschehen unter die physikalischen Gesetze zu bringen. Diese Gruppe umfaßt die sogenannten „Gestalten".

Nichts illustriert vielleicht den großen Zug des modernen Denkens besser, als daß wir die Entwicklung von der mechanistisch-summativen Betrachtungsweise über den Vitalismus zu einer organismischen oder

Systemauffassung nicht nur in der Biologie, sondern auch in ganz anderen Wissenschaften, wie in der Psychologie und in gewissem Maße selbst in der Physik vorfinden.

Die Gestalttheorie ist ursprünglich von der Psychologie ausgegangen und hat sich als Gegensatz des heute verlassenen Atomismus der Assoziationspsychologie entwickelt. Gestalten nennt man nach VON EHRENFELS diejenigen psychischen Zustände und Vorgänge, deren charakteristische Eigenschaften und Wirkungen aus artgleichen Eigenschaften und Wirkungen ihrer sogenannten Teile nicht zusammensetzbar sind („1. EHRENFELS-Kriterium"). Eine gesehene Figur, eine Melodie, ein verständiger Satz ist mehr als die Summe der betreffenden Farbpunkte, Tonempfindungen und Wortbedeutungen. Dieselbe Raumgestalt kann in andern Farben und an anderen Orten des Gesichtsfeldes, dasselbe musikalische Motiv in anderen Tonhöhen, derselbe Sinn in anderen Worten vorgeführt werden; Gestalten sind also, nach dem sog. „zweiten EHRENFELS-Kriterium" „transponierbar". Es war WOLFGANG KÖHLER (1924), der sich die Frage vorlegte, ob es derartige „Gestalten" nicht auch im Bereiche der Physik gebe; er zeigte, daß tatsächlich die physikalischen Systeme nicht bloße Summen, bloße „Und-Verbindungen" sind, sondern daß sie den angeführten EHRENFELS-Kriterien entsprechen; ganz allgemein hängt in physikalischen Systemen der Zustand (z. B. die Ladungsverteilung auf einem elektrisch geladenen Leiter) oder das Geschehen (z. B. die Verteilung eines stationären Stromes in elektrischen Leitern) von den Bedingungen auch in allen übrigen Bereichen des Systems ab; sie können daher mit Recht als „Gestalten" bezeichnet werden. Dann haben wir aber begründete Hoffnung, das physiologische Korrelat der psychischen Gestalten als Spezialfall jener physikalischen ansehen zu dürfen.

Diese neue Betrachtungsweise wurde von KÖHLER (1925) in einer schnell klassisch gewordenen Untersuchung speziell auf biologische Probleme angewendet.

KÖHLER ging von der Konstatierung aus, daß die Reaktionen im Organismus nicht beliebig ausfallen, sondern im gesunden, aber auch kranken Organismus geordnet und eingeordnet nach den Bedürfnissen des ganzen Organismus verlaufen. Dies Problem wird nicht beseitigt dadurch, daß alle einzelnen Vorgänge streng gesetzmäßig verlaufen; denn voneinander unabhängige Kräfte müssen durchaus nicht zu einem geordneten Ergebnis führen. Fermente z. B. beschleunigen eine Reaktion, aber auch die entgegengesetzte, und manchmal ist ihre Wirksamkeit überhaupt nicht merklich. Selbstverständlich ist stets einer dieser drei Fälle notwendig durch die lokalen Umstände bedingt; aber warum sind diese in der Regel so beschaffen, daß die Reaktionen zur Lage des ganzen Organismus passen? Man darf diese Frage nicht als „philosophisch" ablehnen; denn sie betrifft einen objektiven und vielleicht den auffallendsten Tatbestand im Bereiche der Lebenserscheinungen. Auch der Einwand, man dürfe diese „kausale Harmonie" erst dann behandeln, bis wir mehr über die Natur und die Gesetzmäßigkeit der einzelnen Vorgänge wissen, ist nicht stichhaltig; denn nach dem Gesagten bleibt das Harmonieproblem ungelöst, auch wenn wir einst die Einzelreaktionen noch so genau kennen. Es muß uns also noch ein biologischer Gesichtspunkt fehlen und diesen müssen wir aufsuchen. Neben den „Vitalisten", die zur Erklärung des Zusammenpassens der Vorgänge übernatürliche Kräfte be-

mühen, und den „Mechanisten", die es durch vorgebildete Maschinenstrukturen gewährleistet denken, ist noch eine dritte Anschauung möglich. Die Maschinentheorie scheitert daran, daß man für das Zustandekommen dieser angenommenen Mechanismen keine Erklärung hat; die Darwinsche Selektionslehre versagt gegenüber der Fülle z. B. von Reparationsmechanismen, die etwa in den Regulationskeimen vorhanden sein müßten. Driesch aber hat in den Keimregulationen ein überzeugendes Argument gegen die Maschinentheorie, aber nicht ein solches für den Vitalismus aufgestellt. Denn daß Eigenschaften und Funktionen eines Teiles von seiner Lage im Ganzen abhängen, ist nicht etwa ein Privileg organischer Keime, sondern vielmehr eine Grundeigenschaft aller derjenigen Gebilde, mit denen sich die „Gestalttheorie" beschäftigt. Eine ähnliche Ganzheitlichkeit finden wir auch in der Psychologie: auch das Zustandekommen der Sehdinge ist nicht atomistisch und mechanistisch zu erklären. Auf die von Köhler versuchte, physikalische Erklärung dieser „psychischen Gestalten" brauchen wir hier nicht einzugehen; das biologische Ergebnis ist folgendes: in den Maschinen ist die Ordnung des Geschehens nicht den darin arbeitenden Kräften und Energien, sondern besonderen Einrichtungen, den „Bindungen" anvertraut; die Theorie der physischen Gestalten hingegen bezieht sich auf Ordnungen von Vorgängen, die aus den inneren Kräften selbst hervorgehen. Jedes System, auf das sich der zweite Hauptsatz der Thermodynamik anwenden läßt, erreicht früher oder später einen Gleichgewichtszustand. Diese spontan aus innerer Dynamik entstehende „stationäre" Verteilung ist — im Gegensatz zur mechanischen Verteilung durch Bindungen — dadurch charakterisiert, daß der jeweilige Zustand jedes Systembereiches das System in jedem anderen mitbestimmt. Ein Beispiel dafür ist das elektrostatische Gleichgewicht: die Ladung, die in einem System von durch feine Drähte verbundenen Kondensatoren ein Kondensator tragen muß, wenn das ganze System im Gleichgewicht ist, ist außer von seiner Kapazität auch von der aller übrigen abhängig. Daß also die Teile sich nach dem Ganzen richten, ist nicht, wie Driesch meint, ein naturwissenschaftlich unerklärbares Faktum, sondern eine ganz allgemeine Erscheinung. So ist auch das organische Geschehen verständlich durch zwei Voraussetzungen: daß 1. die inneren Kräfte auch von lebenden Systemen auf Gleichgewichtszustände gerichtet sind, und daß 2. diese Richtung für das System als Ganzes gilt. Diese Selbstregulation des Organischen ist im einzelnen wunderbar genug; aber im Prinzip verhält sich jedes zusammenhängendeSystem der anorganischen Welt ebenso, in dem die Gruppierung der inneren Kräfte auf Gleichgewicht gerichtet ist (Prinzip von le Chatelier, welches besagt, daß auf Änderung eines Systemparameters sich auch alle anderen in der Richtung ändern, daß jene erste Änderung aufgehalten und das System wieder in stationäre Form gebracht wird). Auf diese Weise erklärt sich das Paradoxon von Driesch: da der Organismus ein einheitliches System ist, bestimmt sich das Geschehen am einzelnen Ort nach seiner Lage im Ganzen. Freilich kann sich das organische System selbst „Bindungen" auferlegen: etwa in den Mosaikkeimen nähert sich der Organismus weitgehend einer Maschine mit starrem Ablauf; aber man darf vermuten, daß die „Zweckmäßigkeit" und „Zielstrebigkeit" organischer Vorgänge nichts anderes als kausal bestimmtes Geschehen in kommunizierenden Systemen ist, deren innere Dynamik im Ganzen auf Gleichgewicht hindrängt. Kausalität in solchen Systemen ist eben kraft des durchgehenden Zusammenhanges frei von „beliebigem Zusammentreffen," zugleich aber „gerichtet" im Sinne jener Gleichgewichtstendenz, ohne daß deshalb in die Zukunft schauende Entelechien angenommen werden müßten.

Die Anschauungen der Gestalttheorie wurden von verschiedenen Seiten und in verschiedener Weise zur Grundlage einer Lebenstheorie gemacht. Pütter (1923, S. 117f., 543ff., 563f.) betonte den Gestaltcharakter der Zelle: sie ist mehr als die

Summe ihrer Teile, denn ihre einzelnen Teile sind nicht für sich existenzfähig, verändern sich gegenüber dem Zustande, den sie als Momente der Gestalt hatten; in den einzelnen die Zelle aufbauenden Verbindungen finden wir, wenn wir sie isoliert denken, nichts, was die Lebensvorgänge begreiflich macht; wir finden die Transponierbarkeit der Gestalten auch bei der Zelle, denn die Gestaltseigenschaften des Lebens bleiben dieselben bei Zellen äußerst verschiedener Größe. Es liegt in der Natur des Lebens als eines gestalteten Geschehens, daß es nicht als die Summe der einzelnen Bestandteile verstanden werden kann. Darum finden wir in keiner der Stoffgruppen, die lebende Systeme aufbauen, irgendeine ganz besondere Eigenschaft, die das Leben verstehbar macht, darum ist keine einzelne physikalische Eigenschaft zu finden, die lebende Systeme gegenüber unbelebten auszeichnete, darum können wir auch im Voraus sagen, daß keine neue physikalische oder chemische Entdeckung uns plötzlich den Schlüssel zu den Geheimnissen des Lebens in die Hand drücken wird. Gerade die besondere Art des Zueinander der Stoffe und Vorgänge, ihre räumliche und zeitliche Ordnung macht das aus, was wir Leben nennen. Was die Physiologie außer einer Physik und Chemie der lebenden Systeme gibt, ist die Lehre von den Gestaltseigenschaften dieser Systeme; freilich müssen wir bekennen, daß erst schwache Ansätze in der Richtung auf eine solche Ausgestaltung der Wissenschaft vom Leben vorliegen.

Es gehört wohl zu den bemerkenswertesten Momenten der Geistesgeschichte der Gegenwart, daß sich — völlig unabhängig von diesen Entwicklungen in Deutschland — in der splendid isolation Englands ein ganz ähnlicher Entwicklungsgang der Wissenschaft vollzog (vgl. z. B. Needham, 1928). Wir müssen uns — wie Woodger (1930, S. 6f.) hübsch bemerkt — zur Beantwortung der Frage, was der „Begriff des Organismus" meint, gegenwärtig nicht an die Biologen, sondern an gewisse Philosophen, und, merkwürdigerweise, gewisse mathematische Physiker wenden; und in der Biologiegeschichte der Zukunft wird vielleicht ein Kapitel enthalten sein: „Der Kampf um das Dasein des Organismusbegriffes am Anfang des 20. Jahrhunderts", das schildert, wie dieser Begriff unter dem Einfluß des Descartes vernachlässigt wurde, wie die materialistische Metaphysik die Biologie nicht einmal träumen ließ, Organismen seien etwas anderes als Schwärme unsichtbarer, harter Klümpchen, und wie das erste Aufblühen des Organismusbegriffes um die Jahrhundertwende durch dessen problematische Aufmachung gestört wurde, indem Driesch bloß die absurde Vorstellung einer Maschine ohne Mechaniker durch die Vorstellung eines solchen transzendenten Mechanikers ergänzte, mit dem freilich die Wissenschaft nichts anfangen konnte.

Wie verliefen also in England diese wissenschaftlichen Entwicklungen? Ähnlich wie Driesch, sah in England Haldane im „Organismus als Ganzem" das wahre Wesen des Lebens. In seine Teile auseinandergelegt, kann nichts über ihn erfahren werden; in seiner natürlichen Ganzheit aber zeigt er Phänomene, die so verschieden von den physikalischen sind, daß gänzlich neue Begriffe für die Physiologie eingeführt werden müssen. Mit freilich nicht ganz so exakt ausgearbeiteten Argumenten, wie den Drieschschen, hatte er zu zeigen versucht, daß der Organismus Störungen die ihn aus seinen gewöhnlichen, physiko-chemischen Bedingungen herausbringen, durch Kräfte begegnet, die diese wieder herstellen. Diese

„nostalgia" identifizierte HALDANE mit der Naturheilkraft und betrachtete sie als prinzipiell unbeschreibbar mit physikalischen Begriffen. Die Struktur des lebenden Organismus hat keine Ähnlichkeit mit der einer Maschine, da die Teile einer solchen ohne Änderung ihrer Eigenschaften getrennt werden können, während im lebendigen Organismus keine solche Scheidung möglich ist. HALDANE erkannte nicht allein die Schwierigkeiten der Maschinentheorie, sondern wandte sich ebensowohl gegen den Vitalismus und forderte die Behandlung des Organismus als Organismus. Da er aber den „Begriff des Organismus" in mehr intuitiver Weise gebrauchte, so wurde auch bei HALDANE nicht recht klar, was denn eigentlich an die Stelle der Maschinentheorie treten sollte. Jedenfalls meinte er aber: es ist kein Zweifel, daß ein Treffpunkt zwischen Biologie und Physik einmal gefunden werden könne; aber wir können zuversichtlich sagen, daß — wenn dieser gefunden und eine Wissenschaft von der anderen verschlungen wird — die erstere nicht die Biologie sein werde. LLOYD MORGAN (1927) und WHITEHEAD (1925) haben dann den Begriff des „Organismus" ähnlich wie in Deutschland die Gestalttheorie auch auf das Unbelebte ausgedehnt.

Das Charakteristikon des „Organismus" in MORGANS Sinn ist, daß seine Teile ihre charakteristischen Eigenschaften dem Ganzen, der Verbindung aller Teile verdanken, so daß sie sie nach dessen Zerstörung verlieren. Was MORGAN „emergent" und „resultant evolution" nennt, entspricht den deutschen Begriffen „Gestalt" und „Summe". In der „emergent evolution" erlangt jede Stufe: Atom, Molekül, kolloidale Einheit, „Biokyl", Zelle, vielzelliger Organismus, Staatenbildung von Organismen, neue Besonderheiten, welche aus denen der untergeordneten Elemente nicht abgeleitet werden können — im Gegensatz zur bloßen „Resultante".

In WHITEHEADS tiefdringender Kritik der modernen Geistesentwicklung, die in seinem „organic mechanism" gipfelt, hat das neue Weltbild, das sich sowohl über die Annahme des blinden Spiels der Moleküle, wie auch über den Vitalismus erhebt, seinen tiefsinnigsten Ausdruck erfahren. Die Kluft zwischen lebender und toter Materie ist zu problematisch, um das Gewicht einer so willkürlichen Annahme zu tragen, wie der vitalistischen, welche einen wesentlichen Dualismus voraussetzt. Die wahrhaften, dauernden Wesenheiten sind Organismen, in denen der Plan des Ganzen die Merkmale der verschiedenen untergeordneten Organismen beeinflußt, welche denselben angehören, welches Prinzip der Veränderung ganz allgemein ist und keine Besonderheit der lebenden Körper bedeutet. Bei einem Tiere etwa treten die seelischen Zustände in den Plan des Gesamtorganismus ein und modifizieren so die Pläne der untergeordneten Organisationen bis hinab zu den Elektronen. So findet die Zurückweisung des Mechanismus durch Genien wie BERKELEY, SHELLEY, WORDSWORTH ihre wissenschaftliche Rechtfertigung. In die Biologie wurde die Zellentheorie gleichzeitig mit und unabhängig von DALTONS Atomtheorie eingeführt; so waren um 1840 Biologie und Chemie auf der gleichen Basis des Atomismus aufgestellt. Die Zellentheorie und PASTEURS Werk waren in gewissem Sinne revolutionärer als das DALTONS; denn sie führten den Begriff des Organismus in die Welt der kleinsten Wesen ein. Allmählich wurde die Adäquatheit des wissenschaftlichen Materialismus bedroht, indem die Energie, die elektromagnetischen Felder die Materie entthronten; das Atom wandelte sich in einen Organismus um. Während der besprochenen Zeit, und auch gegenwärtig, gehört das Prestige der vollkommeneren wissenschaftlichen Form den physikalischen Wissenschaften; so äffte die Biologie das Gebahren der Physik nach. Eine Schwierigkeit dieser Position ist die gegenwärtige Verwirrung der grundlegenden, physikalischen Begriffe — eine Schwierigkeit, die auch gegenüber dem Vitalismus

gilt, denn auch in ihm ist die Tatsache des Mechanismus angenommen, und nur durch eine vitale Kontrolle ergänzt. Der Appell an den Mechanismus von seiten der Biologen war im Anfang ein Appell an die wohlbegründeten, in sich geschlossenen, physikalischen Begriffe als Ausdruck der Grundlage aller Naturphänomene; aber gegenwärtig gibt es kein solches Gedankensystem mehr. Die Wissenschaft rührt an einem neuen Aspekt, der weder rein physikalisch noch rein biologisch ist. Sie wird zum Studium von Organismen. Die Biologie ist das Studium der größeren Organismen, die Physik der kleineren. Es ergibt sich unmittelbar, daß eine individuelle Wesenheit, die ein Teil eines umfassenderen Musters ist, Aspekte dieses letzteren besitzen muß, die ihr eigenes Wesen bestimmen. Das ist die Theorie des organischen Mechanismus. Ihr allgemeines Prinzip ist, daß in einer neuen Umgebung eine Entwicklung der alten Wesenheiten zu neuen Formen entsteht. Entwicklung in der materialistischen Theorie war ein anderes Wort für die Veränderungen der äußeren Bedingungen zwischen Materieportionen; hier gibt es nichts zu entwickeln, weil ein Satz äußerer Beziehungen ebensogut wie ein anderer ist. Nach der neuen Lehre aber gibt es Entwicklung von komplexeren Organismen aus weniger komplexen. Es gibt zwei Seiten der Maschinerie, die in der Entwicklung inbegriffen sind: auf der einen Seite haben wir eine gegebene Umwelt mit Organismen, die sich ihr anpassen; so erschien als das letzte Wort der Kampf ums Dasein und die natürliche Selektion. Die andere, vernachlässigte Seite der Evolutionsmaschinerie aber ist ausgedrückt durch das Wort: creativeness.

Es mag erwähnt werden, daß Gedanken, welche denjenigen der emergent evolution und des organic mechanism in höchstem Grade verwandt sind, in Deutschland bereits vor 70 Jahren von Carus ausgesprochen wurden (vgl. Meyer, 1929, besonders S. 222).

Ohne die angeführten Lehren im einzelnen zu kritisieren, sollte in diesen Besprechungen nur der allgemeine Zug zu „organismischen" Auffassungen nachgewiesen werden.

e) Kritik der Gestalttheorie

Wir kommen nun zu einem schwierigen und merkwürdigen Punkt. Unschwer bemerken wir, daß man aus der Gestalttheorie hinsichtlich ihres Verhältnisses zur Physiko-Chemie zwei ganz entgegengesetzte Folgerungen ziehen kann und gezogen hat. Wenden wir die Vorstellungen der Gestalttheorie auf den Organismus an, so stellt sich dieser nach Sapper (1928, S. 84ff.) als ein Stufenbau von Gestalten dar, wobei jede höhere Gruppe in der Stufenleiter: Elektron - Atom - Molekül - Zelle - Gewebe - Organ - Organismus spezifisch neue, von den nächstniederen charakteristisch verschiedene Wirkensarten aufweist, die sich nicht als bloße Summationsphänomene der vorangehenden verstehen lassen. Die Frage, was am Organismus etwa rein chemisch-physikalisch verständlich ist, was nicht, läßt sich nun wenigstens prinzipiell beantworten: wo immer eine höhere spezifisch-organische Gruppe, also etwa die Zelle, als solche in Aktion tritt (z. B. in den Vorgängen der Formbildung), da wird die mit den Atomen und Molekülen arbeitende, chemisch-physikalische Deutung des Lebens versagen, weil eben die Zelle, gegenüber den sie zusammensetzenden Molekülen, eine „Gestalt" ist, also an ihr charakteristisch neue, auf der Stufe des Atoms und Moleküls, kurz des Chemismus noch nicht vorhandene Eigenschaften auftreten. Wo wir es dagegen im Organismus mit Vorgängen zwischen Molekülen und Atomen zu tun haben, so z. B. bei einem

großen Teil der Stoffwechselprozesse, da wird die Anwendung der chemisch-physikalischen Methode prinzipiell richtig sein. Eine ähnliche Schlußfolgerung zogen in Deutschland Pütter (vgl. oben S. 92f.) und ich selbst in meinen früheren Arbeiten; in Amerika und England kamen, vom Organizismus ausgehend, Ritter (1928) und Woodger (1929a) zu einem ähnlichen Schluß.

Auf der andern Seite hat der Neomechanismus z. B. von A. Meyer in Deutschland (1926, 1926a), von Needham in England (1928) aus dem Nachweise von Gestalten auch im Anorganischen die Folgerung gezogen, daß auf die organische Ganzheit hinfort keine biologische Autonomie mehr begründet werden könne, so daß also gerade dadurch der Organismus der physiko-chemischen Auflösung erschlossen würde. Beide dieser gegensätzlichen Schlußfolgerungen erscheinen plausibel — ein Dilemma, das wir zu lösen versuchen müssen.

Der meist gegen den Vergleich der Köhlerschen Gestalten mit den Organismen von vitalistischer Seite (Driesch, 1925, 1927; Ungerer, 1930; Oldekop, 1930) vorgebrachte Einwand ist, daß dieselben, z. B. die Ladungsverteilung im Kondensator, von der gegebenen Form, der „Topographie" des Leiters abhängig und eben durch diese allein möglich sind, und nicht diese Form selbst hergestellt oder wieder hergestellt wird. Im Gegensatz dazu steht die „Formganzheit" des Organismus, in welchem trotz Wechsels der Teilgeschehnisse und einzelner Formbestandteile die Gesamtform erhalten bleibt. Auch als „Geschehensganzheit" betrachtet, sind die Köhlerschen Gestalten sehr einfach, eine bloße Ganzheit von „Zuständlichkeiten", im Gegensatz zu der unendlich viele Prozesse umfassenden Geschehensganzheit des Organismus. Ebenso ist auch die Ganzheitserhaltung der festen und flüssigen Kristalle, die an sich der organischen Formganzheit näher steht, wegen der Gleichförmigkeit ihrer Aufbaugesetzlichkeit und des Fehlens eines Stoffwechselgeschehens etwas viel Einfacheres als die Ganzheitserhaltung der Lebewesen. Beide Momente, Formganzheit und Geschehensganzheit, zusammen treffen wir also bei den anorganischen Gestalten nicht an; gerade das macht aber das Wesen des Organischen aus.

Selbstredend wird jeder zugeben, daß die Ganzheit der anorganischen Gestalten unendlich einfacher ist als die der Organismen. Jedoch erscheinen die erwähnten Einwände nicht durchschlagend; denn es lassen sich physikalische Systeme angeben, die in weitem Ausmaße den von Ungerer als charakteristisch für das Lebendige angegebenen Bedingungen genügen. Rashevsky (1929) hat theoretisch nachgewiesen, daß das Formproblem der Physik keineswegs fremd ist; bei Diffusionsgleichgewichten spielt die Form eine entscheidende Rolle, speziell, wenn man mehrphasige Tropfen betrachtet. Da nur für ganz bestimmte Formen das System im Gleichgewicht ist, so stellt sich die Form immer wieder von selbst her, falls sie durch irgendwelche Einflüsse verändert worden ist. Oder wenn z. B. in eine Gallerte Stoffe hineindiffundieren, so wird das System wachsen; aber je nach der Konzentration der diffundierenden Stoffe durchaus nicht nur in einfacher Kugelform, sondern sogar ein anfänglich kugelförmiges System kann sich beim Wachsen allmählich strecken. Wird solch ein lang

ausgewachsenes System etwa durch Zerschneiden in zwei Teile durch einen Querschnitt „abgerundet", so stellt es die langgestreckte Gestalt wieder her. RASHEVSKYS Überlegungen und Berechnungen zeigen, daß nicht allein den homogenen Kristallen in der unbelebten Natur die Fähigkeit zukommt, die verletzte Form wiederherzustellen, sondern auch viel allgemeineren, heterogenen und komplizierten Systemen. Wir können nun ein solches System als aus Substanzen bestehend annehmen, die sich durch eine Kette von Reaktionen neu bilden, wie solche auch aus dem Anorganischen bekannt sind: ein Essigsäuremolekül wandelt sich bei sukzessiver Zuführung geeigneter „Nährsubstanzen" (Phosphorchlorid, Zinkäthyl) unter Abscheidung von „Sekretstoffen" (Phosphoroxychlorid, Salzsäure, Zinkchlorid) in zwei Moleküle Methyläthylketon um und spaltet sich bei Zufuhr von Sauerstoff wieder in zwei Moleküle Essigsäure. Wir haben eine weitgehende Analogie zu Assimilation, Sekretion, Wachstum und Teilung gegeben, und ein derartiges System würde der von UNGERER für das Organische als charakteristisch angegebenen Vereinigung von Form- und Geschehensganzheit recht nahe kommen. RASHEVSKY (1931a) hat neuerdings in einer bedeutsamen Untersuchung das Verhalten derartiger Systeme theoretisch eingehend dargestellt.

Wir werden unsere Stellungnahme etwa folgendermaßen zusammenzufassen haben. Gewiß hat uns die Gestalttheorie neue Denkmöglichkeiten geliefert, die biologischen Grundcharaktere physiko-chemisch zu erschließen. Sie gibt uns jedoch nur die allgemeine Art der physiko-chemischen Gesetzlichkeiten an, die zur Erklärung des Geschehens am lebenden System etwa herangezogen werden könnten, indem sie eben den Blick auf die physiko-chemischen System- oder Gestaltgesetze lenkt. Eine konkrete, physiko-chemische Erklärung irgendwelcher besonderer Lebenserscheinungen gibt sie uns nicht; vielmehr gibt es zweifellos zahlreiche Lebenserscheinungen — man denke etwa an die Entwicklung eines Organismus aus einem Keim —, für deren Erklärung die Gestaltgesetze der Physik und Chemie, so weit heute übersehbar, nichts beizutragen vermögen. Daß also durch die Gestalttheorie die Zurückführung des organischen Geschehens auf die physiko-chemische Gesetzlichkeit bereits *geleistet*, daß durch sie auch nur die Möglichkeit einer solchen Zurückführung *bewiesen* sei, dürfen wir keineswegs behaupten; ob die von der Gestalttheorie angegebenen Möglichkeiten der Erklärung des organischen Geschehens durch physiko-chemische Gesetze sich tatsächlich verwirklichen lassen, darüber kann uns vielmehr nur die zukünftige Entwicklung der Wissenschaft belehren. Die Gestalttheorie ist also gewiß eine Widerlegung des dogmatischen Vitalismus, der die prinzipielle, physiko-chemische Unerklärbarkeit der organischen Ganzheit behauptet; sie ist aber kein Beweis für die Richtigkeit eines dogmatischen Mechanismus.

Nach diesen Präliminarien kommen wir auf das am Eingang dieses Kapitels angeführte Dilemma zurück. Die Grundlage desselben ist die Frage, in welchem Sinn „das Ganze mehr ist als die Summe seiner Teile", die Behauptung der „Nichtsummativität der Gestalten". In der Tat scheinen über diesen Begriff recht verschwommene Anschauungen ver-

breitet, so daß Mißverständnisse und gegensätzliche Anschauungen sich einstellen müssen.

Man hat etwa gesagt (B. Fischer, 1924): so ähnlich, wie beim Zusammentritt der Atome Na und Cl das Molekül NaCl mit neuen, aus den Eigenschaften der Elemente nicht summativ ableitbaren Eigenschaften entsteht — so entstehen beim Zusammentritt der Eiweiß- u.s.f. Moleküle zur höheren Einheit der Zelle und des Organismus neue, aus den Eigenschaften der Eiweiß- u.s.f. Moleküle nicht ableitbare Eigenschaften: nämlich die Lebenseigenschaften des Stoffwechsels, der Formbildung, der Reizbarkeit u.s.f. In dieser Weise behaupten Fischer u. a. die prinzipielle Unreduzierbarkeit der organischen „Formen" analog jener der Qualitäten in der Physik — und meinen auf Grund dieses Vergleichs doch auf „mechanistischem" Boden zu stehen.

In diesen Behauptungen stecken verschiedene, unanalysierte Momente. Farbe, Geschmack u.s.f. des Kochsalzes, die als „neue" Eigenschaften bezeichnet werden, sind „sekundäre Qualitäten", die für die Physik deshalb unreduzierbar sind, weil sie nicht von ihnen handelt. Was aber die physikalischen Eigenschaften beliebiger Gestalten (Verbindungen, Kristalle, elektrische Felder u.s.f.) anlangt, so sind diese selbstredend physikalisch und chemisch vollständig determinierbar und sind prinzipiell, wenn auch heute nicht praktisch, aus den physikalischen Elementargesetzen (atomare Konstanten, Feldgesetze) ableitbar.

Die Frage drängt sich auf, was von der Gestalttheorie übrigbleibt, wenn die angeblich nichtsummativen Eigenschaften der Gestalten sich schließlich doch „aus den Teilen" ableiten lassen. „Es taucht der Verdacht auf, daß, wenn einmal anorganische Verhaltungsweisen, von deren Nichtadditivität man fest überzeugt war, sich schließlich doch als additiv erwiesen haben, das entsprechende auch mit Rücksicht auf das Organische der Fall sein könnte" (Kaila, 1928).

In welchem Sinn kann man überhaupt davon sprechen, daß das „Ganze mehr sei als die Summe seiner Teile"? Die Antwort ist viel einfacher als es den Anschein hat. Die Eigenschaften oder Wirkungsweisen der Gestalten sind nicht erklärbar aus der Summierung der Eigenschaften oder Wirkungsweisen ihrer bloß isoliert untersuchten und bekannten Teile; in diesem Sinn sind die Gestalten „nicht summativ". Selbstverständlich, wenn in einem System die Wirkungsweisen der Teile von ihren Beziehungen zueinander abhängen, so können wir — wenn wir sie nur isoliert kennen — nicht sagen, wie sie sich in dem System benehmen werden. Kennen wir aber die Gesamtheit der zu dem System vereinigten Teile und die zwischen ihnen bestehenden Beziehungen — dann ist das Verhalten des Systems aus dem der Teile erklärbar. Man könnte auch sagen: während die „Summe" allmählich zusammengesetzt werden kann, so muß die Gestalt als die Gesamtheit ihrer Teile samt den zwischen diesen bestehenden Wirkungsweisen mit einem Schlage gesetzt werden; ist sie freilich gesetzt, dann ist ihr Verhalten aus den Wechselbeziehungen der Teile erklärbar. Wir wollen den Ausdruck für die „Beziehungen" zwischen den Teilen das „Systemgesetz" nennen.

Gewiß gibt mir die bloße Summierung einer Anzahl von C-, H-, N- u. s. f. Atomen keine adäquate Kenntnis der Wirkungsweise des Moleküls, wie die Isomerie lehrt, bei der Systeme aus genau den gleichen Atomen, nur in der Gruppierung verschieden, verschiedenes Verhalten zeigen. Kenne ich aber die Strukturformel, so kann ich ebenso selbstverständlich die Wirkungsweise des Moleküls aus der der Teile, der der Atome, verstehen. Wenn ich die Ladungen der einzelnen Teile im elektrischen

Leiter addiere, so bekomme ich natürlich nicht die Ladungsverteilung im ganzen Leiter heraus, die ja in jedem Teile vom ganzen System abhängt. Habe ich aber die grundlegenden Bestimmungen jedes Elektrizitätsteilchens und die Beziehungen, die zwischen ihnen bestehen, so ist die Verteilung im Gesamtsystem „summativ" verständlich. Auf was uns also die Gestalttheorie aufmerksam macht, das ist, daß wir zu der Kenntnis eines Systems nicht nur „die Teile" kennen müssen, sondern auch „das Systemgesetz" — eine Einsicht, die für den Physiker banal ist, aber den Biologen (die, wie wir sahen, im „summativen Mechanismus" mit der alleinigen Kenntnis der Teile und Teilvorgänge des Lebendigen bereits alles erklärt zu haben glaubten) klargemacht werden mußte. Nicht berührt wird dadurch die Möglichkeit einer schließlichen Zurückführung aller Systemgesetze auf die physikalischen Elementargesetze.

Was folgt daraus für die Biologie? Wenn der Organismus ein „Organismus", eine Gestalt ist — und ist es nicht ein bißchen viel verlangt, ihm diesen Titel zu versagen, wenn wir ihn schon dem Atom, dem Kristall, dem elektrischen Feld und jedem physikalischen System überhaupt zugestehen? — dann muß für ihn mindestens dasselbe gelten wie für alle anderen Gestalten: er ist nur erklärbar bei Kenntnis sowohl der Teile (Teilvorgänge) als auch der zwischen ihnen bestehenden Beziehungen, der Systemgesetze; es ist weiter — wegen der Abhängigkeit der Einzelvorgänge vom Ganzen — nicht möglich, das organische Geschehen vollständig in einzelne Kausalketten aufzulösen, die sich an unabhängigen Einzelmaschinerien vollziehen, wenngleich eine solche Auflösung je nach dem Grade der Mechanisierung annäherungsweise mehr oder minder durchführbar sein mag. Die Selbständigkeit der Teile ist immer nur relativ und sekundär. So viel folgt sicher aus der Definition des Organismus als einer „Gestalt".

f) Wesen und Umfang der organischen Systemgesetzlichkeit

Wir möchten die Untersuchung des Wesens der organischen Systemgesetzlichkeit mit einem vorbildlich maßvollen Urteil des hervorragenden Physikers Reichenbach einleiten, das uns zugleich ein erstes Beispiel dafür gibt, wieviel objektiver und „biologischer" die biologischen Probleme von seiten der führenden Physiker beurteilt werden, als von so vielen in mechanistischen Dogmatismen eingesponnenen Biologen. Reichenbach sagt:

„Wenn man nun weiter die Frage aufwirft, ob wir mit unserer Ablehnung des Vitalismus die Behauptung aussprechen wollen, daß das organische Geschehen durch physikalische Gesetzlichkeit verstanden werden muß, so müssen wir darauf antworten, daß dies eine viel zu ungenaue Frage ist, als daß man diese präzis beantworten könnte. Was soll es heißen, daß die Lebensprozesse durch physikalische Gesetze bestimmt sind? Daß die bekannten physikalischen Gesetze zum Verständnis der Lebensprozesse ausreichen, das wird wohl am wenigsten der Physiker selbst auszusprechen wagen, denn noch immer hat sich gezeigt, daß mit der Aufdeckung eines neuen physikalischen Gegenstandsgebiets auch neue physikalische Gesetze notwendig wurden. Man denke etwa an die Radioaktivität. Und der Kreis der Lebensphänomene ist von der bisherigen Physik so bewußt gemieden worden, daß es ein großer Zufall wäre, wenn die bekannten physikalischen Gesetze bereits alles für das Verständnis

des Lebens Notwendige enthalten sollten. Man müßte das Problem schon dahin formulieren, daß es wenigstens Gesetze von physikalischem Typ sein müssen, die das Lebensgeschehen regieren. Aber was ist ein Gesetz von physikalischem Typ? Wir haben es erlebt, und wir werden noch später davon zu sprechen haben, daß die Physik selbst den Typus ihrer Gesetze umgewandelt hat, indem sie von Kausalgesetzen zu Wahrscheinlichkeitsgesetzen übergegangen ist. Es ist also gar nicht einzusehen, warum nicht etwa bei der Durchforschung des Organischen auch eine derartige Abwandlung des Gesetzestyps eintreten sollte. . . ." (1931, S. 19).

1.[1]) Man könnte sich zunächst vorstellen, daß die Systemgesetze des Organischen nur eine komplizierte Kombination „physiko-chemischer", d.h. aus dem Anorganischen bekannter Gestaltgesetze sind, von Gesetzen also, die ebenso wie für das Organische auch für das Anorganische gelten, d. h. — nach dem heute übersehbaren Umkreis des „Anorganischen" — Ausdrücke für Beziehungen zwischen Atomen, Molekülen, höchstens Mizellen. Zweifellos spielen physiko-chemische Gestalt- oder Systemgesetze in der Organisation des Lebendigen eine große Rolle; denken wir etwa im Bereich der Zelle an die Bedeutung der Gibbsschen Phasenregel für die Oberflächenbildungen der Zelle, hinsichtlich vielzelliger Systeme daran, daß vermutlich die Lokalisierung der organbildenden Bezirke im Keim auf der Herstellung eines Gleichgewichts zwischen den Keimmaterialien beruht, an die Bedeutung des Massenwirkungsgesetzes für die Reaktionen im Organismus u.s.f. Wenn es gelingen würde, das organische Sein und Geschehen mit Hilfe solcher „anorganischer" Gesetzlichkeiten zu erklären — dann wäre die „physiko-chemische Auflösung des Lebendigen", wie sie die Mechanisten sich vorstellen (nur natürlich nicht mehr auf der Stufe des „älteren", summativen Mechanismus und der Maschinentheorie, sondern auf jener des Gestaltmechanismus), erreicht. Wir haben freilich schon im letzten Abschnitt auf die Unterschiede zwischen physikalischen Gestalten und Organismen hingewiesen.

2.[2]) Zu diesen Schwierigkeiten kommt als besonders ernsthafte jene hinzu, die sich aus der „hierarchischen Ordnung" des Lebendigen ergibt: wenn sich im Lebendigen über den „anorganischen" Gestaltstufen der Elektronen und Protonen, Atome, Moleküle, Mizellen die „organischen" der Zellteile, Zellen, Organismen aufbauen, so wäre von vornherein zu erwarten, daß jede „organische" Gestaltstufe ebenso ihre besonderen Gesetzlichkeiten hat, wie jede anorganische. Nehmen wir z. B. die übermolekularen Bildungen, die gerade jetzt anfangen, in den Lichtkreis der Forschung zu treten, so sehen wir, daß bei der Assoziation organischer Moleküle und Mizellenbildung ganz eigenartige Beziehungen (Nebenvalenzen, van der Waalssche Kräfte) in Aktion treten, die der klassischen Strukturchemie durchaus fremd sind (vgl. unten S. 127ff.). Ähnlich könnten wir erwarten, daß auch bei der Verbindung der Mizellen in den höheren Bauwerken des Organischen ganz eigenartige und in Zukunft zu erforschende Gesetzlichkeiten auftreten.

---

[1]) B. 1. nach Übersicht S. 46.
[2]) B. 2. nach Übersicht S. 46.

Wir können uns den Uuterschied zwischen den Möglichkeiten 1. und 2. durch einen Vergleich mit physikalischen Gebieten klar machen. Im ersten Fall hätte die Biologie eine ähnliche Stellung wie etwa die Himmelsmechanik in der Physik: wie die letztere die bloße Anwendung der aus der terrestrischen Mechanik bekannten Gesetzlichkeiten auf kosmische Objekte ist, so wäre die Biologie eine bloße Anwendung der aus der „anorganischen" Wissenschaft bekannten Gesetzlichkeiten auf das Organische. Im zweiten Fall aber wäre die Stellung der Biologie im System der Physik vergleichbar etwa jener der Chemie: wie die letztere, wäre sie ein Gebiet mit an sich durchaus eigenartigen Gesetzlichkeiten, die freilich prinzipiell auf die physikalischen Elementargesetze reduzierbar wären; sie wäre — neben Thermo- und Elektrodynamik, Mechanik. Chemie u. s. f. — ein besonderes Gebiet der Physik.

Das Obige bildet den richtigen Sinn der öfters geäußerten Behauptung (z. B. Fischer, Sapper, Woodger, Nageotte, O. Hertwig u. a.), daß, weil das Organische eine höhere Organisationsstufe gegenüber der Physiko-Chemie darstelle, die Gesetze der letzteren zu seiner Erklärung nicht auslangen, sondern „neue" Begriffe und Gesetze notwendig sind. Keineswegs ist aber damit gesagt, daß jene „neuen" Gesetze „physikalisch unreduzierbar" seien (zur Kritik des „synthetischen Mechanismus" B. Fischers vgl. auch Oldekop, 1930, S. 56ff.). In der Tat beschäftigt sich ja die Physik mit Systemen von sehr verschiedenem Niveau der „Organisation", elektrischen Feldern, Atomen, Molekülen, Kristallen, Mizellen, molaren Systemen, und es stellt sich trotzdem heraus, daß alle Gesetzlichkeiten dieser verschiedenen Stufen prinzipiell aus den physikalischen Grundvoraussetzungen ableitbar sind (wenngleich praktisch natürlich diese Ableitung noch bedeutende Lücken aufweist). Analoges könnte auch für die besonderen Gesetze der „lebenden Gestalt" gelten. Das obige Dilemma würde sich also dahin lösen, daß allerdings die „mit Atomen und Molekülen arbeitende, physiko-chemische Erklärung" gegenüber den spezifisch organischen Gruppen versage und „neue" Gesetze notwendig werden; andererseits aber würde gerade durch diese „neuen" Gesetze das Organische im Sinne der zweiten Alternative (A. Meyer) dem System der Physik eingeordnet werden können. Ob man eine derartige Auffassung noch „mechanistisch" nennt, ist Sache des Geschmacks und der Definition. Sie ist nicht „mechanistisch", insofern die organischen Gesetzlichkeiten „spezifisch biologisch", d. h. nicht bloße Anwendungen der anorganischen Gesetzlichkeiten wären; sie kann aber insofern „mechanistisch" genannt werden, als jene spezifisch biologischen Gesetzmäßigkeiten ebenso auf die physikalischen Elementargesetze zurückführbar sein könnten, wie die Gesetzlichkeiten der übrigen physikalischen Gebiete.

Nur das letztere kann die Forderung, daß die biologischen Gesetze „physikalisch" sein sollen, besagen; sehr oft wurde jedoch diese Forderung als gleichbedeutend betrachtet mit jener, daß im Organischen überhaupt keine eigenartigen Gesetzlichkeiten vorhanden sein, sondern dieses nur ein Anwendungsbereich der „anorganischen" Gesetze sein dürfe. Diese letztere Forderung ist aber a priori keineswegs zu rechtfertigen, denn es gibt, wie uns ja auch Reichenbach betonte, in der Physik nirgendswo eine Vorschrift, daß es nur „anorganische" Gesetze geben dürfe, sondern es ist durchaus möglich, daß in einem neuen Erscheinungsbereich auch neue Gesetzmäßigkeiten notwendig werden. Der biologische „Mechanismus" glaubt, daß mit den augenblicklich bekannten, physiko-chemischen Gesetzen der Umkreis der „Natur" überhaupt erschöpft sei; dieser Glaube,

daß es im Bereiche der Natur keine Überraschungen mehr geben könne, und daß es sich vielmehr bloß darum handle, die augenblicklich bekannten, physiko-chemischen Gesetzlichkeiten maschinell auf die Erscheinungen des Lebens anzuwenden, ist ein Hauptgrund für die Sterilität der biologischen Theorie gegenüber der genuinen Physik.

Eine derartige Auffassung würde vielleicht das für den bisherigen „Mechanismus" schwierigste Problem als weniger aussichtslos erscheinen lassen. Bleuler (1925) hat die unendlich geringe Wahrscheinlichkeit ausgerechnet, die beim Walten reiner Zufallskräfte etwa die Entstehung eines Auges hätte; aber es lassen sich — wie Zilsel einmal betonte — für die Raumgitteranordnung der Na- und Cl-Atome sogar beliebig kleine Wahrscheinlichkeiten errechnen, wenn der Kristall entsprechend groß gewählt wird; es sind aber nicht alle Atompermutationen „gleich möglich", sondern durch die Valenzkräfte ist eine Gleichgewichtsfigur, eben das Raumgitter, ausgezeichnet. Ähnlich könnte es sich beim Lebendigen um freilich weit kompliziertere Gleichgewichtsfiguren handeln, so daß nicht alle „Zufälle" gleich möglich wären, sondern durch die (unbekannten) gestaltenden Kräfte bestimmte Möglichkeiten ausgezeichnet sind.

Wenn man manchmal gemeint hat, daß im Organischen „besondere Energieformen" auftreten, so könnte das nichts anderes bedeuten, als die eben besprochene Auffassung.

3. Endlich scheint die Entwicklung der modernen Physik ganz neue Anregungen für die biologische Systemgesetzlichkeit zu bieten. Da wir zu dieser Erörterung weiter ausgreifen müssen, wollen wir sie in einem besonderen Abschnitt vornehmen.

g) Das Weltbild der modernen Physik und die Biologie[1])

Das Weltbild des biologischen Mechanismus ist bis heute dasjenige der Physik etwa in den 70er Jahren des vergangenen Jahrhunderts. Materialismus und Determinismus (gleichgültig, ob sie nun metaphysisch oder kategorial interpretiert werden) erscheinen als die letzten Grundlagen der Wissenschaft. Eine streng von den physikalischen Gesetzen beherrschte Welt, dessen Herrin das allmächtige Kausalgesetz ist; Ziel der Wissenschaft, alle Naturerscheinungen, das Leben inbegriffen, in dieses nach unverbrüchlichen Gesetzen verlaufendes Spiel der Atome aufzulösen. Dieses materialistisch-deterministische Weltbild wurde in der Physik aber aufgegeben, und an seine Stelle trat ein neues, das auf ganz anderen Grundlagen aufgebaut ist.

Was haben diese Entwicklungen, von denen wir lediglich das für uns Wichtigste hervorheben wollen[2]), für die Biologie zu bedeuten? Es ist zunächst gegen das Festhalten am „klassischen" Denken in der Biologie nichts einzuwenden, dort, wo es sich um die praktischen Methoden der Biophysik und Biochemie handelt; denn diese studieren im allgemeinen

[1]) B 3., nach Übersicht S. 47.

[2]) Zur Ergänzung des hier Gesagten verweisen wir neben der übrigen, umfangreichen Literatur besonders auf die ausgezeichnete Darstellung des „heutigen physikalischen Weltbildes" bei Bavink (1930).

„makroskopisches" Geschehen, das mit großer Annäherung den alten, deterministischen Gesetzen folgt. Ebenso ist selbstverständlich, daß die Forderung nach kausaler Erklärung die notwendige und wichtigste, biologische Forschungsmaxime darstellt. Das biologische Geschehen in seiner unsäglichen Kompliziertheit muß in kausaler Analyse immer weiter erschlossen werden, wie die letztere auch zu immer neuen Erkenntnissen in dasselbe geführt hat. Anders liegt aber die Sache dort, wo es sich um letzte Entscheidungen erkenntnistheoretischer und philosophischer Art, und wo es sich um die eigentliche Begründung der Biotheorie handelt; hier wird der Biologe sich ernsthaft mit der Neugestaltung des physikalischen Weltbildes auseinanderzusetzen und dessen Auswirkungen auf die Biologie zu prüfen haben. Der biologische „Mechanismus" als dogmatische Lehre ist auf Voraussetzungen aufgebaut (Determinismus), die er als wissenschaftiche Denknotwendigkeiten betrachtet, während sie in seiner Musterwissenschaft, der Physik, längst den radikalsten Anzweiflungen unterlegen sind (vgl. auch Reichenbach, 1932).

Es ist zunächst bekannt, daß die moderne Physik mit der Materie als „starren Wirklichkeitsklötzchen" aufgeräumt hat, daß an deren Stelle eine dynamische Vorstellungsweise getreten ist, und daß die moderne Physik nicht mehr geben kann und will, als die in der Welt bestehenden Relationen, unter Verzicht auf populäre Anschaulichkeit. Diese populäre Anschaulichkeit des materialistisch-deterministischen Weltbildes ist ein Grund für sein zähes Fortbestehen in der Biologie; die Biologie hat jedoch keine Veranlassung, „mechanistischer" zu sein als die Physik selber.

Ein zweites grundlegendes Moment ist die Erkenntnis des statistischen Charakters der Naturgesetzlichkeit. Die historische Seite des Problems wollen wir nur in aller Kürze andeuten (vgl. z. B. Bertalanffy, 1927c, Bergmann, 1929, Bavink, 1930, wo auch weitere Literaturangaben). Während das Ideal der früheren Physik das des Laplaceschen Geistes war, der mit Hilfe mathematischer Formeln das streng kausale Weltgeschehen in jedem beliebigen seiner Punkte voraussagen kann, so ist es heute die fast allgemein akzeptierte Anschauung, daß auch die Physik nicht in der Lage sei, vollkommen exakte Naturgesetze aufzustellen, daß sie sich vielmehr mit statistischen Methoden und Gesetzen begnügen müsse. Schon die klassische Physik erkannte den statistischen Charakter des zweiten Hauptsatzes der Wärmetheorie: alle gerichtete Energie ist im Vergleiche zu der regellosen Molekularbewegung, welche die Wärme darstellt, ein unwahrscheinlicher Zustand; der Übergang in Wärme, die fortschreitende Entropie, bedeutet den Übergang zu immer wahrscheinlicheren Zuständen. Es war wohl zuerst Nernst, der es ausgesprochen hat: „Verschiedene Gründe lassen uns vermuten, daß der zweite Hauptsatz nicht etwa eine Ausnahmestellung einnimmt, sondern daß vielmehr alle unsere Naturgesetze von gleichem Charakter sind" — daß also auch sie nur Wahrscheinlichkeits- oder statistische Sätze darstellen. Im gleichen Sinn äußerte z. B. Exner die Anschauung, „daß vielleicht der molekulare Einzelvorgang nicht durch Gesetze eindeutig kausal bestimmt ist". Die Quantentheorie hat das Problem aus dem Bereiche der Spekulation in

das der experimentellen Prüfung gerückt. Die HEISENBERGsche Unbestimmtheitsrelation besagt, daß niemals der Ort und Impuls eines Elektron gleichzeitig genau bestimmt werden könne: um den Ort des Elektrons festzustellen, wird man es etwa beleuchten; d. h. aber, daß ein Lichtquant das Elektron trifft — dadurch aber verändert das Elektron seinen Impuls. Je genauer also der Ort bestimmt wird, desto ungenauer der Impuls und umgekehrt. Daß das Beobachtungsmittel eine gewisse Veränderung des Beobachtungsobjekts mit sich bringt (z. B. das eingetauchte Thermometer der zu messenden Temperatur) ist freilich eine altbekannte Tatsache, mit der sich die Physik durch eine entsprechende Korrektur abfindet. Hier aber ist eine unübersteigliche Grenze gegeben; denn der Lichtstrahl ist die feinste „Sonde" (BORN), die wir überhaupt anwenden können; so folgt also aus der HEISENBERG-Relation: „An der scharfen Formulierung des Kausalgesetzes: wenn wir die Gegenwart genau kennen, können wir die Zukunft berechnen, ist nicht der Nachsatz, sondern die Voraussetzung falsch. Wir können die Gegenwart in allen Bestimmungsstufen prinzipiell nicht kennen lernen." Nun ist damit natürlich die Annahme einer strengen Determination des physikalischen Letztgeschehens nicht streng widerlegt; man kann etwa mit PLANCK annehmen, daß eine derartige strenge Determination bestehe, wenn wir sie auch nicht mit einem beliebigen Grade der Genauigkeit bestimmen können. Wohl aber ist die Kausalität für die elementaren Prozesse leer, gegenstandslos geworden; es ist — wie REICHENBACH (1925, bes. S. 138), schon vor der Auffindung der HEISENBERG-Relation und diese vorwegnehmend, in wundervoller Klarheit ausgeführt hat — die Forderung nach einem Minimum von Voraussetzungen, die uns zu dem Verzicht auf die strenge Kausalität und zu deren Ersatz durch die statistische Wahrscheinlichkeit zwingt[1]).

Das dritte, für uns ausschlaggebende Moment ist die Erkenntnis der ungeheuren Vereinheitlichung, welche im modernen, physikalischen Denken erreicht wurde. Wenn wir uns fragen, welche Elemente der Physiker heute grundsätzlich braucht, um ein einheitliches Weltbild aufzubauen, so finden wir das Proton und Elektron mit ihren Massen M und m, das PLANCKsche Wirkungsquantum h, die MAXWELLschen oder EINSTEINschen Feldgesetze mit ihren bisnun noch nicht deduktiv ableitbaren Konstanten c und $\varkappa$. Die für den deduktiven Aufbau der Physiko-Chemie sonst noch benötigten Gesetze, z. B. die der Mechanik oder der Elektrodynamik, müssen als Folgerungen der allgemeinen Feldgesetze gelten, zählen also hier nicht mit. Die Zahl der von der heutigen Physik zu machenden Grundvoraussetzungen ist bereits verschwindend klein geworden, was sowohl von den „Substanzen" wie von den Grundgesetzen gilt. Und selbst diese Anzahl von Grundvoraussetzungen wird sich wahrscheinlich noch ein-

[1]) Wir haben oben formuliert, daß die moderne Physik den „Determinismus" des klassischen Weltbildes ausgeschaltet habe, wie dieser in der Fiktion des LAPLACEschen Geistes seinen Ausdruck fand. Dieser Ausdruck ist demjenigen vorzuziehen, daß der Begriff der „Kausalität" von ihr aufgegeben worden sei; denn das „Kausalgesetz" ist wandelbar, kann auch statistisch aufgefaßt werden und ist letzten Endes von den Anforderungen der Physik bestimmt (vgl. MISES, 1930).

schränken lassen; früher oder später dürften sich wohl aus dem Wirkungsquantum h die anderen atomistischen Konstanten, das elektrische Elementarquantum e, M und m ableiten lassen. Aus dem Wirkungsquantum h und den Feldgesetzen (eventuell auch M, m und c) läßt sich die gesamte physikalische Welt aufbauen. Aus diesen wenigen Grunddaten ergibt sich zunächst das periodische System der Atome, aus diesen wieder eineinhalb Millionen verschiedener Arten von Molekülen, aus deren Mischung unzählige Stoffe der Natur in immer steigender Gestaltung und Verwicklung bis hinauf zum Kosmos der Fixsterne und noch höherer Einheiten.

Auf den ersten Blick scheint es vermessen, zu behaupten, daß dieser ungeheuren Synthese der Physik, die vom Kleinsten zum Größten des Kosmos, von der Mechanik über die Wärme-, Licht- und Elektrizitätstheorie bis zur Chemie zieht, sich gerade jener dünne Filz sonderbarer Erscheinungen auf einem Weltkörper minderer Ordnung, den wir „Leben" nennen, dauernd entziehen werde.

Dennoch ergeben sich für die biologische Gesetzlichkeit durch die moderne Auffassung der physikalischen neue, logische Möglichkeiten. Wir können die Frage nach der physiko-chemischen Determinierbarkeit des biologischen Geschehens vergleichen mit der Frage nach der kausalen Determinierbarkeit des physikalischen Geschehens. In Boltzmanns Ableitung des zweiten Hauptsatzes wurde noch nicht daran gedacht, anzuzweifeln, daß die Bahn jedes einzelnen Moleküls streng nach den Gesetzen der Mechanik determiniert ist; praktisch aber sind die Bahnen der einzelnen Moleküle wegen der ungeheuren Zahl derselben und wegen der noch größeren der Wechselwirkungen, die sie aufeinander ausüben, nicht determinierbar und wir müssen uns darum mit einem statistischen Gesetz begnügen, welches das durchschnittliche Verhalten einer sehr großen Zahl von Molekülen unter Vernachlässigung der Einzelvorgänge angibt. Dieses Gesetz ist der zweite Hauptsatz, der besagt, daß bei aller unübersehbaren Mannigfaltigkeit der Molekularbewegungen im Einzelnen das Geschehen im Ganzen auf Wärmeausgleich gerichtet ist. Ganz ähnlich glauben wir, daß auch bei der Voraussetzung, daß alle Vorgänge im Organismus physiko-chemisch vollständig determiniert seien, doch wegen der ungeheuren Zahl der beteiligten Komponenten und der noch größeren ihrer Wechselwirkungen das Geschehen hier physiko-chemisch nicht determinierbar ist, so daß wir statistische Gesetze „höherer Ordnung" einführen müssen, die unter Außerachtlassung der physiko-chemischen Einzelgeschehnisse die allgemeine Richtung des biologischen Geschehens angeben. Eine vollständige, physikochemische Determination der biologischen Systeme geht wohl über die Möglichkeiten unserer Erkenntnis hinaus. Wenn wir also überhaupt Gesetzmäßigkeiten für die biologischen Systeme geben wollen, so werden wir nichts anderes geben können, als eine „Statistik höherer Ordnung", nicht mehr eine Statistik von Molekülen, Atomen und Quanten, sondern vielmehr eine Statistik des gleichmäßigen Verhaltens höherer Einheiten, von Zellen oder Organismen.

Man hat das Mechanismus-Vitalismus-Problem häufig so formuliert (Schultz, 1929, S. 5; ähnlich Bünning, 1932, S. 28f.): entweder wir nehmen an, das zukünftige

Geschehen im Organismus sei durch Lage und Geschwindigkeit der physikalischen Letztelemente vollständig determiniert — dann hat der „Mechanismus" Recht; oder das sei nicht der Fall — dann sind wir „Vitalisten"; eine dritte Auffassung „jenseits von Mechanismus und Vitalismus", wie sie etwa vom Autor vertreten wird, sei also apriori sinnlos. Diese Alternative trägt jedoch rein philosophischen und metaphysischen Charakter und ist für den Naturforscher völlig irrelevant. Es kann sich uns gar nicht darum handeln, ob ein Laplacescher Geist das Geschehen aus den Letztteilen voraussagen „könnte", sondern lediglich um die tatsächlich festzustellenden Gesetze des Geschehens. Und da stellt sich heraus, daß — noch ganz abgesehen sowohl von der Quantenphysik als auch von der Biologie — bereits in weiten Teilen der klassischen Physik selber eine Laplacesche Voraussage unmöglich und lediglich eine statistische Bestimmung möglich ist. Die „wirklich aufgestellten Gesetze, z. B. der Hydrodynamik oder Elastizitätslehre, (erlauben) in keiner Weise aus der Anfangslage und Anfangsgeschwindigkeit der Teilchen die Zukunft zu berechnen" (Frank, 1932, S. 41). Der Laplacesche Geist ist also eine völlig inhaltsleere, metaphysische Fiktion. Auf der anderen Seite leistet aber die Statistik alles, was an Voraussage des Naturgeschehens gefordert werden kann. Was aber bereits für die Mechanik der Kontinua recht, wird für die Biologie nur billig sein; die Philosophen mögen darüber streiten, ob das Geschehen im Organismus für einen Laplaceschen Geist durch die Letztelemente bestimmt ist; für den Naturforscher ist das so formulierte Mechanismus-Vitalismus-Problem völlig inhaltsleer. Seine Frage kann ausschließlich lauten, wie die wirklich feststellbaren Gesetze des biologischen Geschehens sein müssen, ob also die physikalisch-chemische Statistik für sie auslangt oder nicht. Hier spricht, wie wir gesehen, vieles für die letztere Alternative.

Man könnte noch um einen Schritt weitergehen, der etwa dem Schritt der Physik von der Behandlung des Determinismus in der Wärme- zu jener in der Quantentheorie zu vergleichen ist. Das würde heißen, daß nicht nur „für uns" eine vollständige, physiko-chemische Erklärung des Lebensgeschehens unmöglich ist, sondern daß der physikalische Determinismus des Geschehens hier prinzipiell leerlaufend wird. „Mechanismus" wie „Vitalismus" beruhen beide auf der Voraussetzung des strengen Determinismus; die moderne Physik belehrt uns aber, daß die Naturgesetze statistischen Charakter tragen, d. h. sich nur auf Kollektive vieler Einzelfälle gleicher Art beziehen; für den Einzelfall sind sie also inhaltsleer. Im inneratomaren Geschehen gelten eindeutige Gesetze noch nicht — deshalb, weil die letzteren ja erst durch die Statistik atomarer Vorgänge (Quantensprünge u.s.f.) entstehen. Dann folgt der große Bereich der „makroskopischen" Physik und Chemie, der von (anscheinend) deterministischen Gesetzen beherrscht ist, weil es sich hier um Durchschnitte praktisch unendlich vieler Einzelgeschehnisse handelt. An ihn schließt sich jedoch der Bereich der hochkomplizierten organischen Verbindungen, für welche eine deterministische Formulierung in Gestalt strenger Molekularformeln nicht mehr möglich ist (vgl. S. 141)[1]).

Ähnliche Gedankengänge sind schon zu wiederholten Malen geäußert worden. „Wie ein zufälliger Kristallisationsfehler im Metallflügel eines Flugzeuges zum Tod von Menschenleben führen kann, wie ein Staubkörnchen, das dem Führer eines Automobils ins Auge fliegt, eine Katastrophe des Fahrzeuges mit seinen Insassen zur Folge haben kann, so könnte an sich durchaus die Unbestimmtheit des atomaren Prozesses gelegentlich auch ins Makroskopische übergreifen, wenn geeignete Verkettungen da sind" (Reichenbach, 1932).

[1]) Wir verdanken diese Idee einer persönlichen Unterredung mit Herrn Prof. Bavink, der sie auch in einem Vortrag ausführte.

Daß das „makroskopische" Geschehen uns als streng determiniert erscheint, beruht nach der modernen Auffassung darauf, daß an ihm praktisch unendlich viele Elemente beteiligt sind, so daß die Schwankungen der letzteren sich gegenseitig ausgleichen. Gehörig kleine Teilchen — Kolloide und feine Suspensionen — werden durch die Schwankungen der in regelloser Wärmebewegung befindlichen Moleküle auf den verschiedenen Angriffspunkten in die ultramikroskopisch sichtbare, Brownsche Bewegung versetzt; auf Grund dieser Schwankungen der Molekularbewegung könnte es aber auch sehr wohl einmal vorkommen, daß ein Ziegelstein aufwärts fällt; freilich müssen wir — da die Zahl der ihn aufbauenden Moleküle von der Größenordnung 10^{26} ist — auf dies hübsche Ereignis $10^{(10^{10})}$ — eine Zahl mit 10 Milliarden Nullen! — Jahre warten. Auch das biologische Geschehen ist nun im allgemeinen ein Makrogeschehen, an welchem praktisch unendlich viele physikalische Elemente beteiligt sind, so daß es nach den deterministischen Makrogesetzen verläuft — darauf beruht ja die ausgedehnte Möglichkeit, Biophysik und Biochemie zu betreiben. Niels Bohr selber (1930) hat aber daran erinnert, daß die den Sinnesempfindungen zugrundeliegende Wechselwirkung zwischen Organismus und Umwelt so gering werden kann, daß wir uns der Größenordnung eines Wirkungsquantums nähern (Gesichtseindrücke) — und damit auch der Grenze der eindeutigen Beschreibung mit Hilfe unserer gewöhnlichen, anschaulichen Vorstellungen; er meint deshalb, daß gerade bei den tieferen biologischen Problemen, wo es sich um die Freiheit und das Anpassungsvermögen der Organismen handelt, vielleicht auf die Begrenzung der kausalen Beschreibung der Atomerscheinungen Rücksicht zu nehmen wäre. In anderer Formulierung hat Freundlich die Möglichkeit ins Auge gefaßt, daß die kinetische Theorie, so weit man bei ihr mit Mittelwerten einer großen Zahl von Molekülen rechnet, in gewissen biologischen Gebilden versage: es könnte sein, daß sich in der Zelle Vorgänge abspielen, bei denen gar nicht eine große Zahl von Molekülen wirksam ist, sondern eine abgezählte kleine Zahl. Bei den Vererbungsvorgängen weiß man ja schon, wie es bei dem Aneinanderlagern und Auseinandertreten der Chromosomen auf Vorgänge an einzelnen Chromosomen ankommt, und er hält es nicht für ausgeschlossen, daß es biologische Vorgänge gibt, bei denen etwa — grob gesagt — entscheidend ist, ob 5 oder 10 Kolloidteilchen oder gar 5 oder 10 Moleküle eines bestimmten Stoffes in einem bestimmten Augenblick an einem bestimmten Ort zur Wirkung gelangen. Vielleicht wird man in Zukunft bei der Physiologie der lebenden Gebilde neben den multimolekularen Erscheinungen, wie sie in der Theorie der echten Lösungen, der bisherigen Kolloidchemie und der Lehre von den Reaktionsgeschwindigkeiten vorliegen, auch paucimolekulare Erscheinungen berücksichtigen müssen (1924, 1925). Von hier aus hat Freundlich auch die Möglichkeit in Betracht gezogen, daß die „Schwankungen" die Grundlage von Mutationen sein könnten.

Die hier zugrunde liegende Frage ist etwa die folgende: es ist selbstverständlich, daß sich beim „makroskopischen" Geschehen, soweit es „summativ" ist (z. B. bei der Verteilung der Moleküle nach dem zweiten Hauptsatz und allen seinen Folgerungen) die Schwankungen ausgleichen. Nicht selbstverständlich scheint aber, ob dasselbe auch für hierarchisch organisierte „Gestalten" gilt. Man könnte hier die Möglichkeit ins Auge fassen, daß sich im Organismus die (physikalisch) „mikroskopischen" Schwankungen eben nicht gegenseitig ausgleichen, sondern daß sie sich auf immer ausgedehntere Systembezirke übertragen und so zu makroskopischen Durchbrechungen der physikalisch-statistischen Wahrscheinlichkeit führen. In diesem Sinn versuchte Lillie (1927), die „Freiheit" der Handlung aus dem physikalischen Indeterminismus abzuleiten. Bei den astronomischen Verhältnissen erreicht die Möglichkeit exakter Voraussage ein Maximum, bei den höchsten Lebensphänomenen ein Minimum. Donnan berechnete, daß in Größenordnungen, entsprechend den kleinsten Lebensformen oder

Phasen der Zelle, Verstöße gegen die vom zweiten Hauptsatz vorgeschriebene, wahrscheinlichste Verteilung nachweisbare Größe annehmen könnten. Lillie meint nun, daß derartige, nur statistisch anzugebende Schwankungen sich infolge der außerordentlichen Fähigkeit des Organismus, Zustandsänderungen von einem Raumpunkt über das ganze System zu übertragen, auf den Gesamtorganismus ausbreiten. So könnte also eine anscheinend „freie" menschliche Handlung letzten Endes von ultramikroskopischen Geschehnissen in der Zelle abhängen, die ihrerseits nicht weiter physikalisch determiniert, sondern individuelle Wirkung sind, und ebenso wie etwa menschliche Selbstmorde nur statistisch behandelt werden können.

Needham (1928) wendet freilich gegen Lillie ein, daß — vorausgesetzt, daß derartige Geschehnisse im Organischen Platz greifen — diese doch nicht der „Freiheit", sondern einer weiteren, statistischen Gesetzlichkeit zugehören würden. Das ist zweifellos richtig. Jedoch würde jene Statistik eben eine „höhere" sein, welche die im Rahmen der physikalischen Statistik offen bleibenden und durch sie nicht determinierten Möglichkeiten einschränkt.

Selbstverständlich sind das alles heute nur Möglichkeiten, von denen wir nicht wissen, ob und in welchem Sinn sie zu wirklichen Erklärungen angewendet werden können; immerhin scheinen sie uns interessant genug, ihre Erwähnung an dieser Stelle zu rechtfertigen[1]).

Es sei hier gleichfalls angedeutet, daß möglicherweise die Gestalttheorie durch die neueren Auffassungen der Physik eine ganz neue, bisher ungeahnte Bedeutung gewinnen kann. Ein Satz von Planck kann uns hier den ersten Aufschluß geben:

„Eins steht freilich fest: der Rahmen der bisherigen Physik muß erweitert werden, damit die neu entdeckten Tatsachen darin Platz finden. Und wenn ich mich nicht irre, wird diese Erweiterung in der Richtung liegen, daß hinfort ein Satz fallen muß, den man bisher stets stillschweigend als selbstverständlich allen physikalischen Betrachtungen zugrunde legte. Das ist der Satz, daß alle physikalischen Vorgänge sich darstellen lassen als eine Aneinanderreihung von einzelnen lokalen Vorgängen. Die physikalische Welt ist nicht einfach eine Summe von räumlich und zeitlich nebeneinander gelagerten Einzelwelten, und manche Erscheinungen entziehen sich dem Verständnis, wenn man ein physikalisches Gebilde nicht als Ganzes betrachtet. Nur auf diese Weise scheint die Behauptung der neuen Physik verständlich zu werden, daß das Meßinstrument sich nicht prinzipiell trennen läßt von dem gemessenen Objekt, insofern beide dem nämlichen physikalischen Gebilde angehören" (1929).

Das heißt also: die früher ins Auge gefaßten physikalischen Gebilde — auch die Köhlerschen Gestalten — sind zwar nicht durch einfache „Summation" der

[1]) Bei einem sonderbaren Phänomen wäre man versucht, an eine Erklärung nach Art der skizzierten Lillies zu denken: nach K. Przibram ähnelt die Bewegung eines Mückenschwarms weitgehend der Brownschen Bewegung; es ist sogar die Einsteinsche Formel darauf anwendbar. Hier kann also der Mückenschwarm als Ganzes mit dem thermodynamischen System verglichen werden. Was aber die einzelne Mücke anlangt, so ist hier natürlich, da sie ja einen sehr „makroskopischen" Körper darstellt, eine direkte, molekularkinetische Erklärung ausgeschlossen. Vielleicht ist aber dies Phänomen doch etwas mehr als eine „Analogie" zur Brownschen Bewegung der Einzelteilchen in einer Dispersion, wie Thompson (1917, S. 47f.) meint. Vielleicht ist die Bewegung der einzelnen Mücken das nach Art der oben skizzierten Auffassung ins Große projizierte Abbild von Schwankungen in den motorischen Zentren des kleinen Insekts, so daß also — da diese Schwankungen in den Zentren der einzelnen Mücken ja ihrerseits gewisse Wahrscheinlichkeiten haben werden — die Bewegungen des ganzen Schwarmes ein unendlich vergrößertes Abbild der Wärmebewegungen in einem kolloidalen Tropfen sind.

isoliert bekannten Teile zu erklären; sie sind aber — wie wir gesehen — zu erklären bei Kenntnis sowohl der Teile als auch der Systemgesetze des fraglichen Gebildes, und auf diese Weise ist die „Gestalt" in die Verhaltungsweisen der physikalischen Letztelemente — Elektronen, Feldgesetze — auflösbar. Nach der neueren, von HEISENBERG inaugurierten Auffassung hingegen ist bei den physikalischen Letztelementen eine weitere Zerlegung der „Gestalt" prinzipiell ausgeschlossen; wir müssen — wegen der HEISENBERG-Relation — das in Frage stehende Elektron samt dem es beleuchtenden Lichtquant als ein einheitliches Gebilde, eine „Gestalt" auffassen, die einer weiteren Zerlegung prinzipiell unzugänglich ist (vgl. auch BURKAMP, 1929, S. 16f.).

Selbstverständlich sind diese Betrachtungen nicht direkt für die Biologie anwendbar. Sie sind jedoch insofern interessant, als sie zeigen, wie sehr „ganzheitlich" oder „organismisch" man heute in der Physik denkt. Sie widerlegen ein altes mechanistisches Vorurteil. Immer wieder haben uns mechanistische Denker, z. B. EHRENBERG, SCHULTZ, NEEDHAM erzählt, daß alle naturwissenschaftliche und physikalische Erklärung das Geschehen in separate Letztteilchen auflösen müsse. Nun sehen wir, daß diese Betrachtungsweise auf dem Boden der Physik selber sich als unzureichend erweist und daß die Physik gerade in ihren Grundlagen um „ganzheitliche" Betrachtungsweisen nicht herumkommt. Die mechanistische Behauptung, daß der Begriff der Ganzheit bloß philosophisch und wissenschaftlich unbrauchbar sei, wird also gerade durch die Musterwissenschaft der Mechanisten aufs reinlichste widerlegt.

In einer expliziteren Form hat SCHRÖDINGER (1929) diese neuen Aspekte angegeben. Er zeigt, wie die Quantentheorie von den Gestalteigenschaften der Raum-Zeit-Funktionen Gebrauch macht. Wenn die klassische Physik die Vorgänge in strömenden Flüssigkeiten u.s.f. durch kontinuierliche Raum-Zeit-Funktionen (Druck, Dichte, Strömungsgeschwindigkeit u.s.f.) beschreibt, so ist der Gesamtverlauf dieser Funktionen ohne Einfluß; er bildet vielmehr nur eine kollektive Zusammenfassung der Aussagen über das Geschehen an jeder Raumstelle zu jedem Zeitpunkt. Wenn hingegen z. B. ein Lichtwellenzug ein lichtempfindliches Teilchen trifft, so kommt es für seine Wirksamkeit auf gewisse Gestalteigenschaften des Wellenzuges als ganzen an. „Was für den Lichtwellenzug eine fast unmittelbare Konsequenz der PLANCKschen Hypothese ist, erscheint heute als eine Eigenschaft des Naturgeschehens überhaupt, es läßt sich zwar durch kontinuierliche Raum-Zeit-Funktionen erfassen, aber diese sind nicht als Kollektivaussagen zu werten, wie die der klassischen Physik, sondern bestimmen das Beobachtbare durch gewisse Gestalteigenschaften ihres Gesamtverlaufes."

Es wird sich also vielleicht im biologischen Bereiche eine ähnliche „Unbestimmtheitsrelation" einstellen, wie sie im inneratomaren Bereiche durch die HEISENBERGsche Beziehung gegeben ist. HEISENBERGS Unbestimmtheitsrelation sagt, daß die physikalische Gesetzlichkeit nur statistisch sein kann, weil wir den Einzelvorgang nicht vollständig, nämlich Impuls und Ort des Elektrons nicht gleichzeitig, bestimmen können. Ähnlich würde es in der Biologie heißen: um einen biologischen Einzelvorgang vollständig zu determinieren, müßten wir alle Vorgänge im betreffenden Gebilde kennen, von denen er mit abhängig ist; das ist aber unmöglich, weil für jeden anderen Vorgang eben dasselbe gilt und wir zu einem Zirkel gelangen würden; wir können also den Einzelvorgang immer nur annäherungsweise determinieren. Was wir können, ist also nur: erstens, daß wir den Einzelvorgang isolieren und physiko-chemisch determinieren — das ist das gewöhnliche Vorgehen der Physiologie, das uns

aber gerade über das biologische Problem, die wechselseitige Abhängigkeit der Einzelprozesse keinen Aufschluß gibt[1]); oder wir können zweitens das Gesamtgeschehen im Organismus mit einem Schlage durch ein Integralgesetz definieren (die — wie wir glauben — eigentlich biologische Fragestellung), wobei wir aber wieder auf die physiko-chemische Determination im einzelnen wegen der ungeheuren Komplikation verzichten müssen.

Auf diese Weise würde das Verhältnis zwischen Anorganischem und Organischem eine eigenartige Lösung erfahren. Es gäbe einerseits keinen wesentlichen Dualismus, daß etwa im Reiche des Lebendigen vitalistische Faktoren ins Spiel treten; vielmehr ginge die Reihe der Gestalten durchaus kontinuierlich vom Elektron über das Atom, Molekül zur Zelle und zum vielzelligen Organismus; andererseits würde die Biologie insofern einen Wendepunkt bedeuten, als hier eine Einheit geschaffen ist, wo eine Statistik höherer Ordnung einsetzen muß. Ein zweiter Wendepunkt liegt vermutlich im Soziologischen.

Es scheint uns, daß diese abstrakten Deduktionen recht gut mit dem tatsächlichen Vorgehen der Biologie übereinstimmen. Das einzige, wirklich durchgeführte System biologischer Gesetze, das wir augenblicklich besitzen: die Vererbungslehre, entspricht durchaus einer „Statistik höherer Ordnung". Wenn die Chromosomen resp. Gene sich bei der Reduktionsteilung nach statistischer Wahrscheinlichkeit aufteilen, so ist nicht abzusehen, inwiefern hier etwas anderes ausgedrückt werden soll, als daß eben die homologen Gene der diploiden Kombination sich nach statistischer Wahrscheinlichkeit auf die entstehenden Geschlechtszellen verteilen. Es wird selbstredend jedesmal seine physiko-chemischen Ursachen haben, ob in die aus der Heterozygote Aa entstehende Geschlechtszelle das Gen A oder a hineingelangt und daß bei der Vereinigung der Gameten Aa, aA, aa oder AA zusammentreten — genau so, wie es beim Münzenspiel jedesmal seine Ursachen hat, ob wir Kopf oder Wappen werfen; aber wir vermögen diese Ursachen nicht zu durchschauen und so trägt die Gesetzlichkeit der Vererbung durchaus biologischen Charakter; wir haben hier eine Statistik der biologischen Komplexe, in diesem Fall der Gene. — Ein anderes Beispiel! Nach Alverdes (1923) ist die Variabilität der Verhaltungsweisen der Protozoen ungeheuer groß, nicht nur von Art zu Art, sondern auch individuell und intraindividuell verschieden; d. h. das gleiche Individuum kann je nach seinen inneren Zuständen, „Stimmungen", ganz und gar verschiedene, ja entgegengesetzte Reaktionen ausführen. Es wäre also nicht unwahrscheinlich, daß auch für die Bewegungen der Organismen nur Durchschnittsgesetze, statistische Gesetze angegeben werden können. Es würde sich dann ein augenfälliger Parallelismus ergeben: nur das Verhalten

[1]) Genau so, wie der Physiko-Chemiker auch heute noch bei der Behandlung einer sehr großen Anzahl von Problemen bei den „klassischen" Denkweisen verbleiben kann und nur bei besonders umfassenden und tiefgreifenden Fragekomplexen die neuen Vorstellungen in Betracht ziehen muß (vgl. v. Mises, 1930) — so bleibt die physiko-chemische Erforschung der Lebenserscheinungen durch die oben angegebene Auffassung fast unberührt, und nur, wo es sich um die allgemeine Theorie des Lebens handelt, wird sie berücksichtigt werden müssen.

einer großen Zahl von Einzeldingen, Organismen, Molekülen, Elektronen können wir voraussagen in Biologie und Physik, nicht aber das Verhalten des einzelnen Individuums. Und schließlich gilt genau dasselbe auch für die Psychologie. Das Verhalten einer Menschenmasse ist — wie die Soziologie erkannt hat — durchaus gesetzmäßig; das Verhalten des Individuums ist nicht voraussagbar. Im großen stimmt also das Gesetz, welches darum exakt scheint; sobald wir aber die Einzeldinge in den verschiedenen Wissenschaften ins Auge fassen, erkennen wir die Individualität ihres Verhaltens, die durch allgemeine Gesetze nie restlos zu erfassen ist.

h) Endgültige Formulierung der organismischen Forderung

Wenn wir also am Abschluß auf unser oben (S. 46f.) gegebenes Schema zurückgreifen, so dürfen wir sagen, daß alle in ihm unter A genannten Lehren, welche das Organische als durch seine Auflösung in unabhängige und isolierbare Teile (Teilgeschehnisse) erklärbar betrachten, mit Sicherheit unzureichend sind. Damit ist die Leugnung einer besonderen Biotheorie, die Maschinentheorie und der Vitalismus ausgeschaltet. Es bleiben also nur die unter B genannten Theorien, nach denen eine Erklärung des Organischen nicht möglich ist durch dessen Auflösung in voneinander unabhängige und isolierbare Teile (Teilgeschehnisse). Von diesen kann die Möglichkeit 1., die Theorie der physischen Gestalt, nach der die Gesetze des Organischen nur Anwendungen physikalischer und chemischer Systemgesetze sind, vorläufig nicht streng widerlegt werden, doch sprechen gewichtige Gründe gegen sie. Denn es ist erstens — da der Organismus eine Organisation über der Stufe der Atome, Moleküle und kolloidalen Einheiten ist — zu erwarten, daß neben den selbstverständlich auch hier geltenden „anorganischen" Gesetzen neue, spezifische Gesetzlichkeiten auftreten (2); zweitens ist es, darüber hinaus, wegen der Kompliziertheit und Individualität des Organischen wahrscheinlich, daß es nicht möglich ist, dasselbe vollständig physikalisch zu determinieren, so daß wir uns hier mit einer „Statistik höherer Ordnung" begnügen müssen (3).

Ganz allgemein dürfen wir sagen, daß eine Entscheidung des durch die Frage nach Mechanismus oder Vitalismus äußerst mangelhaft bezeichneten Problems der Auflösung der biologischen Gesetzlichkeit in die physikalische, mit Ungerer zu sprechen, auf keinem anderen Wege erreicht werden kann, als auf dem mühevollen Wege der Forschung durch Ermittlung der Gesetzmäßigkeiten der Lebensvorgänge und der Voraussetzungen, durch die sie sich ableiten lassen.

Die logische Forschung kann selbstverständlich nur die Wege aufzeigen, auf denen biologische Systemgesetze aufgestellt werden können; die Entwicklung der konkreten Gesetze ist Sache der Naturforschung. Trotzdem ist mit der Aufzeigung der ersteren ein wesentlicher Schritt vorwärts getan; denn wir haben nunmehr das logische Gerüst gegeben, das durch die konkrete Arbeit ausgefüllt werden kann. Wir haben jedenfalls einen Ausblick gewonnen über die möglichen Vorgehensweisen einer

theoretischen Biologie, die weit reicher sind als die eng begrenzten Möglichkeiten, welche die bisherige Vorgehensweise des „Mechanismus" für sie offen läßt. Daß die Mechanistik heute bereits eine Fülle gesicherter Ergebnisse und Methoden besitzt, während die organismische Biologie sich erst in den Anfängen befindet, ist selbstverständlich, da die erstere bereits eine lange Entwicklung hinter sich hat. Die Notwendigkeit der neuen Einstellung geht aber daraus hervor, daß wir mit dem bisherigen Betrieb der mechanistischen Forschungsweise zwar weitläufige Resultate hinsichtlich der Anwendung physiko-chemischer Gesetzlichkeiten auf biologische Dinge besitzen, diese uns aber den eigentlich biologischen Grundproblemen noch wenig näher geführt haben.

Auf jeden Fall aber dürfen wir betonen, daß die organismische Biologie als Forschungsprinzip durchaus unabhängig ist von der letzten Entscheidung, ob die biologische Gesetzlichkeit schließlich in die physikalische aufgehe. Es ist ein einleuchtender Beweis für die Richtigkeit dieser Forderung, daß man in der Biologie — ohne es sich recht zum Bewußtsein zu bringen — allezeit spezifisch biologische, also „organismische" Theorien aufstellen mußte, und sich — abgesehen von Spezialgebieten — nie mit der bloßen Anwendung der physiko-chemischen Theorien begnügen konnte. Angefangen von der Zell-, Deszendenz-, Selektions-, Vererbungstheorie bis hinauf zu modernen Erscheinungen wie der biologischen Feldtheorie hat man allezeit Theorien aufgestellt, die eben spezifisch biologische Grundbegriffe enthielten. Gleichgültig, ob man dabei den Hintergedanken hatte, daß diese Theorien schließlich auf Physiko-Chemie „reduziert" werden könnten und müßten, kann jedenfalls in keiner Weise geleugnet werden, daß alle diese Theorien spezifisch biologischen Charakter tragen. Hier zeigt sich wieder die verhängnisvolle Auswirkung der schillernden Bedeutungen des Wortes „Mechanismus". Man empfand und empfindet die Selektionstheorie, die Genetik u.s.f. als „mechanistisch", weil in ihnen selbstverständlich von vitalistischen „Faktoren" keine Rede ist, ja diese Theorien zum Teil gerade zur Ausschaltung solcher Faktoren ersonnen wurden. Sie sind auch „mechanistisch" im Sinne der Bedeutungen 4 und 5 unserer Übersicht (S. 38ff.). Aber sie sind deshalb noch keineswegs — wie man aus dem Nichtauseinanderhalten der verschiedenen Bedeutungen jenes Molluskenwortes häufig verkannte — „mechanistisch" in der zweiten Bedeutung, d. h. physiko-chemisch; sie arbeiten vielmehr mit durchaus biologischen Begriffen und Vorstellungen, und die Behauptung, daß sie auf Physiko-Chemie „reduziert" werden müssen, ist vorläufig ein in keiner Weise erfülltes Postulat geblieben[1]). Hinsichtlich der allgemeinen Auffassung des Lebens hat man freilich aus dieser Sachlage keinesfalls die

[1]) Man hat als „wesentlich für den Mechanismus" die „Leugnung einer Sondergesetzlichkeit des Lebens" angegeben (Gross, 1930). Soll „Sondergesetzlichkeit" das Eingreifen transzendenter Faktoren in das materielle Geschehen besagen, so sind wir mit deren Ablehnung einverstanden. Heißt aber „Ablehnung einer Sondergesetzlichkeit" die Behauptung, daß die biologischen Gesetzmäßigkeiten nur physiko-chemisch sein dürfen, so ist einfach zu entgegnen, daß in diesem Sinn alle biologischen Gesetzlichkeiten, die wir bis jetzt kennen, „Sondergesetzlichkeiten" sind. Das gilt

nötigen Folgerungen gezogen; vielmehr hat man die letzten theoretischen Grundlagen immer aus anderen Wissenschaften erborgt: der Mechanismus aus der Physik, der Darwinismus aus der Soziologie, der Vitalismus aus der Psychologie. Demgegenüber will die organismische Auffassung die richtige Konsequenz ziehen: die Notwendigkeit jener spezifisch biologischen Forschungsmethoden und Hypothesenbildungen beruht eben darauf, daß der Organismus zunächst jedenfalls ein eigenartiges System ist, dessen Gesetzlichkeit zu ihrer Erforschung besonderer Methoden, zu ihrer Erklärung besonderer Theorien bedarf — auch dann, wenn man der Hoffnung sein mag, es endlich auf die physiko-chemische oder allgemein physikalische Gesetzlichkeit reduzieren zu können.

Die Berechtigung der organismischen Forderung hat Woodger (1929) gut zum Ausdruck gebracht. Wir finden die sonderbare Tatsache, daß die Biologen sich gedrängt fühlen, eine Organisation zu „postulieren", „anzunehmen", andererseits aber eingestehen, daß „wir nicht in der Lage sind, den Sinn dieses vagen Begriffes zu definieren" (Wilson). Ist sie aber nicht die erste Tatsache, die uns bei den Organismen entgegentritt? Ist es nicht ein rein analytisches Urteil, daß die Organismen organisiert sind? Es scheint die erste Pflicht der Biologie, diesen wichtigen Begriff zu klären. Die Organisation wird in den physikalischen Wissenschaften (z. B. beim Atom, beim Kristall) ernster genommen als in der Biologie. Die Biologen, in ihrer Hast, Physiker zu werden, vernachlässigten ihr Geschäft und versuchten den Organismus nicht als Organismus, sondern als Aggregat zu behandeln. Der Organismus ist eine hierarchische Ordnung über dem chemischen Niveau (was damit gemeint ist, wird später zu schildern sein). Wenn er aber eine solche bedeutet, so ist vollkommen klar, daß er Untersuchung auf allen seinen Niveaus erfordert, und daß die Erforschung eines Niveaus nicht die der höheren ersetzen kann. Dieser Satz bleibt wahr, ganz abgesehen von der in ferner Zukunft bestehenden Möglichkeit, die Eigenschaften aller höheren Niveaus in Beziehungen der Teile des niedersten auszudrücken. Bei der Kompliziertheit des organischen Geschehens scheint es geraten, neben den physikalischen noch andere Denkmittel anzuwenden. Wenn wir freilich in der Physiologie nur physikalische und chemische Hypothesen anwenden, so können wir auch nichts anderes erwarten als physikalische und chemische Resultate, und es ist darum selbstverständlich, daß die Fortschritte der Physiologie fortwährend den Mechanismus „beweisen". So faßt Woodger die Situation folgendermaßen zusammen: auf die Frage, ob die physikalischen Begriffe gegenwärtig für die wissenschaftliche Biologie genügen, ist nein zu antworten, weil die Neurologie, experimentelle Embryologie und Genetik, um nur die wichtigsten Disziplinen zu nennen, rein biologische Begriffe anwenden, wenn auch mit mechanistischem Hintergrund. Auf die Frage, ob diese Begriffe überhaupt ersetzt werden

---

für die Mendelschen Gesetze so gut wie für das Alles- oder Nichts-Gesetz der Physiologen, oder für das Gesetz der Kern-Plasma-Relation oder für das Selektionsgesetz (wenn den letzteren Ausdrücken der Name „Gesetz" zugebilligt werden soll). Gleichgültig, wie es mit der Auflösung dieser Gesetzlichkeiten in Physiko-Chemie bestellt ist, sind wir von dieser nicht nur weit entfernt, sondern die Auffindung derartiger Gesetze beinhaltet eine ganz andere Vorgehensweise, als das, was man „physiko-chemische" Untersuchung der Lebensvorgänge nennt. So sicher es ist, daß wir zu einer Erkenntnis der Gesetzmäßigkeiten der Lebenserscheinungen nicht vordringen können, wenn wir sagen, ein vitalistisches Prinzip hätte diese bewirkt, so sicher ist es, daß z. B. Mendel nie zur Grundlegung der Erblichkeitslehre gelangt wäre, hätte er sich versteift, daß nur „physiko-chemische" Gesetze möglich seien.

können durch physikalische, ist zu antworten: warten und zusehen. Alle diese Argumente richten sich nicht gegen den legitimen Gebrauch physiko-chemischer Erklärungen in der Biologie, sie sollen nur den Grund angeben, warum es wünschenswert ist, daß manche Biologen ihre Aufmerksamkeit auf die Entwicklung einer biologischen Denkweise richten.

Auf keinen Fall aber dürfen wir — wie es der „Mechanismus" in seiner dogmatischen Form tut — gerade vom Biologischen apriori abstrahieren. Wenn die Chemiker mit der Erklärung begonnen hätten, daß man überhaupt keine anderen Denk- und Experimentalmethoden anwenden dürfe als die der Galilei-Newtonschen Mechanik, so hätte man niemals die Chemie begründen können. In Wirklichkeit sind sie natürlich ganz anders vorgegangen: sie haben zunächst die chemischen Systeme in ihrer Eigenart untersucht, die Gesetze für ihr Gebiet aufgestellt, und so die Wissenschaft der Chemie aufgebaut. Als aber die Zeit erfüllt war, da stellte sich heraus, daß „Mechanik" und „Chemie" aus gemeinsamen Prinzipien verständlich seien. Wenn ein neues Gebiet der Forschung erschlossen werden soll, so kann nicht anders vorgegangen werden, als daß zunächst dessen Gesetze mit geeigneten Methoden des Experiments und der Theorie herausgearbeitet werden. Dann wird sich herausstellen, ob diese Gesetze auf die eines anderen Gebiets zurückgeführt, ob sie in einen weiteren Zusammenhang eingeordnet werden können. Auf diesem Wege sind die großen Synthesen der Physik, die elektromagnetische Lichttheorie, die Atomtheorie u.s.f. gelungen. Das Verfahren des dogmatischen Mechanismus aber war genau das Umgekehrte. Die Synthese, die — wenn sie möglich ist — erst der Endpunkt einer langen Entwicklung sein kann, wird in ihr schon am Anfang vorausgesetzt und entwertet sich dadurch zu einem bloßen Vorurteil.

Gegenüber verschiedenen Kritiken der organismischen Auffassung sei betont, daß das Wesentliche an ihr durchaus nicht die Kritik des „Mechanismus" als einer philosophischen Lehre ist. Es handelt sich bei ihr nicht um die Bestreitung, daß die organische Gesetzlichkeit „letzten Endes" „physikalisch" sein könne, obwohl wir nicht wissen, welcher Erweiterungen die Physik und Physiko-Chemie noch bedarf, um eine adäquate „Physik des Organischen" zu liefern (vgl. oben S. 99f., Reichenbach). Die Kritik, die sie am „Mechanismus" übt, bezieht sich vielmehr auf die derzeit angewendeten Erklärungsweisen der biologischen Physiko-Chemie. Endgültige Prophezeiungen über die Zukunft der Wissenschaft zu machen, „Unmöglichkeiten" der Erklärung zu behaupten, ist eine sehr undankbare Sache. Der Streit, ob die biologische Gesetzlichkeit „letzten Endes" „physikalisch" sein werde oder nicht — ein Streit, der die biologische Theoretik bis jetzt fast ausschließlich erfüllte — scheint uns augenblicklich eine äußerst unfruchtbare Angelegenheit; denn die Nürnberger hängen keinen, sie hätten ihn denn zuvor. Was die organismische Auffassung bezweckt, das ist etwas weit Wesentlicheres als eine negative problematische Prophezeiung für die Zukunft, nämlich ein positives Forschungsprogramm für die Gegenwart. Sie weist darauf hin, daß die bisher fast einzig angewendete, physiko-chemische Erklärung der Einzelvorgänge im Organismus

uns nichts zur Erkenntnis der Gesetzlichkeit der Ordnung desselben beiträgt, die diese Vorgänge eben erst zu Lebensvorgängen macht; daß die Auffindung der Systemgesetze des Organischen die wesentliche Aufgabe der Biologie ist, die bisher von der „mechanistischen" Biologie kaum ins Auge gefaßt wurde. Der Sinn der organismischen Auffassung ist nicht die Leugnung der „physikalischen" Erklärbarkeit des Lebens, sondern die Bereitstellung der logischen Hilfsmittel, dem angegebenen Problem an den Leib zu rücken.

Wir wollen darum die Forderung der organismischen Biologie folgendermaßen zusammenfassen:

Da die Grundlage des Lebens die Organisation, die Charakteristik der Lebensvorgänge ihre Ordnung ist, so kann die Untersuchung der Einzelstoffe und -vorgänge im Organismus, kann selbst deren eindringendste, physiko-chemische Analyse keine vollständige Erklärung des Lebensphänomens bedeuten. Dieser Arbeitsweise entgeht gerade das wesentliche Kennzeichen des Lebendigen: daß nämlich die Vorgänge im Organismus so geordnet sind, daß sie die Erhaltung des Ganzen verbürgen. Diese Geordnetheit der Lebenserscheinungen, die keineswegs eine vitalistische Hypothese, sondern vielmehr eine einfache Tatsache ist, kann nicht durch die bloße Kenntnis der Einzelvorgänge erfaßt werden, noch auch können wir sie durch die bloße Aneinanderfügung der Einzelprozesse erhalten. Eine Systemgesetzlichkeit für den Organismus als Ganzen ist es also, die zu den Erklärungen der Einzelvorgänge hinzutreten muß. In der Auffindung derselben sehen wir die grundlegende Aufgabe der modernen Biologie. Wenn die Systemgesetzlichkeit des Organismus heute nicht physikalisch-chemisch formuliert werden kann, so ist eine biologische Fassung derselben berechtigt. Die Frage, ob eine endliche Reduktion der biologischen Systemgesetzlichkeit möglich ist, ist jener grundlegenden Forderung gegenüber, wie uns scheint, augenblicklich von untergeordneter Bedeutung. Auch ohne diese endgültige Entscheidung hört der Gegensatz zwischen „Mechanismus" und „Vitalismus" auf, ein quälendes Problem zu sein: wer an die Möglichkeit dieser endlichen Reduktion glaubt, kann Hand in Hand mit dem, der sie verneint, dasselbe große Problem, nämlich die Aufstellung einer biologischen Systemgesetzlichkeit, verfolgen.

Die Erforschung dieser Systemgesetzlichkeit aber muß in zwei Richtungen vor sich gehen. Einmal müssen aus den konkreten, speziell experimentellen Tatsachen die empirischen Gesetze des Systems „Organismus" gewonnen werden. Zum anderen aber muß es das tiefste Ziel der Biologie sein, die Gesetzlichkeit des Organismus aus allgemeinen Voraussetzungen deduktiv abzuleiten.

i) Biologische Grundprinzipien

Wenn wir versuchen, einige für das Organische als grundlegend erscheinende Prinzipien zu formulieren, so soll und kann das lediglich eine Anregung zu weiterer Forschung in dieser Hinsicht bedeuten, nicht eine irgendwie abgeschlossene oder dogmatisch vorgetragene Lehrmeinung. Wir glauben, daß letzten Endes zwei Grundprinzipien („Annahmen" im Sinne des hypothetisch-deduktiven Systems, vgl. oben S. 27) sich für die Biologie als notwendig erweisen dürften. Das erste ist dasjenige der Erhaltung des organischen Systems im dynamischen Gleichgewicht.

Schon Spencer (1876) hat den Organismus als „bewegliches Gleichgewicht" angesprochen, dessen bewegende Kraft sich beständig in den Ausgaben erschöpft, sich aber beständig wieder nach Aufnahme neuer bewegender Kraft durch die Nahrung herstellt. Der Prozeß der Ausgleichung spricht sich in der fast unabänderlichen Aufrechterhaltung eines bestimmten Mittelzustandes und in der Wiederherstellung dieses Zustandes aus, wenn beispielsweise eine große Ausgabe von Bewegung durch Muskeltätigkeit durch die Inanspruchnahme verbrennbarer Stoffe in den Geweben, beschleunigte Atmung, gesteigerte Zirkulation und endlich durch Nahrungsaufnahme und Schlaf kompensiert wird. Jede störende Kraft wird also durch entgegenwirkende Kräfte geschwächt und aufgehoben; auf diesen Prozeß ist im Grunde die vis medicatrix naturae zurückzuführen. Auch bei der Veränderung der Außenwelt stellt sich ein Gleichgewichtszustand her, entsprechend den neuen Bedingungen — was wir Anpassung nennen. Schließlich bestätigt jeder Organismus das Gesetz auch durch seine Lebenserscheinungen im allgemeinen. In der ersten Zeit nimmt er in Gestalt von Nahrung täglich eine größere Kraftsumme in sich auf als er abgibt, und der Überfluß wird täglich durch das Wachstum ausgeglichen. Beim erwachsenen Organismus steht die tägliche Aufnahme von Spannkraft genau im Gleichgewicht mit der täglichen Ausgabe; schließlich bekommt die letztere das Übergewicht, bis sich die vollkommene Ausgleichung einstellt, was wir Tod nennen. In Organismengruppen tritt dieses allgemeine Streben nach Ausgleichung dadurch hervor, daß jede Organismenart einem rhythmischen Wechsel ihrer Individuenzahl unterworfen ist, indem diese bei Überfluß an Nahrung und Abwesenheit von Feinden den Durchschnitt übersteigt, um wieder wegen des daraus entstehenden Mangels an Nahrung und Überflusses an Feinden unter den Mittelwert abzusinken.

Unabhängig davon kommt 10 Jahre später Fechner (1873) zu seinem „Prinzip der Stabilität", das später von Petzoldt (1923) exakt zu formulieren versucht und in umfassender Weise angewendet wurde (vgl. dazu auch Herzberg, 1929). In interessanter Weise hat neuerdings R. Potonié (1928), ausgehend von Untersuchungen an den ammonitischen Nebenformen, an diese Gedanken angeknüpft, indem er das Aussterben von Arten und die Entstehung neuer durch eine Störung des Gleichgewichtes zwischen der Bevölkerung eines Lebensraumes und den Umweltsbedingungen zu erklären suchte.

Im Fahrwasser Spencers und Fechners bewegt sich der Versuch Cohen-Kyspers (1914), die „mechanistischen Grundgesetze des Lebens" aufzufinden. Die gesamte organische Zweckmäßigkeit, die psychische eingeschlossen, kann auf die Fähigkeit der Selbsterhaltung zurückgeführt werden. Die Biologie ist bis jetzt meist physiko-chemisch vorgegangen, welche Wissenschaften in der Atomistik wurzeln, so daß auch in der Biologie das Bestreben herrschend war, kleinste materielle Einheiten als die Träger der Lebenserscheinungen aufzufinden. Der Vitalismus war die Reaktion auf die Unzulänglichkeit dieser Anschauung. An Stelle dieser beiden Auffassungen

solle die Biologie auf Grundlage der Mechanik behandelt werden, als Theorie materieller Systeme. Das vitale System unterliegt Kräften, welche auf den Ausgleich des Systems gerichtet sind, durch einen äußeren Einfluß, den Reiz, wird der Ausgleich aufgehoben, durch innere Kräfte des Systems wird er wiederhergestellt.

Unabhängig von den bis jetzt erwähnten Autoren, finden wir eine beachtenswerte Formulierung unseres oben aufgestellten Prinzips bei N. Hartmann. Im Anschluß an die oben referierten (S. 87f.) Betrachtungen betont er, daß die Erhaltung des Ganzen bei Wechsel der Teile, der zentrale Punkt des Lebendigen, auf dem Gleichgewicht der Prozesse beruht. Die physikalische Energieerhaltung steht nur dafür ein, daß sich Bewegung überhaupt erhält; die biologische Erhaltung aber ist Erhaltung der besonderen intersystematischen Geschehensbedingungen, „spezifische Erhaltung". Sie ist darum nicht quantitative Erhaltung, wie die mechanische, sondern qualitative. Damit hat die Kategorie der Substanz in der Biologie ihre eigentümliche Wendung und Anwendung erhalten. Diese Erhaltungsmäßigkeit des Lebendigen ist zunächst ein bloßes Erfahrungsurteil. Sie kann aber leicht auch apriori deduziert werden: das Leben „behält" sich, es ist kontinuierlich trotz aller Prozeßhaftigkeit. Soviel gehört sicherlich zu seinem Begriff; dann müssen aber auch alle Mittel der Selbsterhaltung zu seinem Begriff gehören; oder, anders ausgedrückt, es würde sich gar nicht erhalten können, wenn nicht seine Formen und Prozesse „zweckmäßig" in bezug auf seine Selbsterhaltung wären. Die Zweckmäßigkeit ist also nicht etwas, was zu den Lebenserscheinungen erst von außen hinzukommen könnte, sie ist vielmehr ein Minimum von Voraussetzungen, das aus der Lebendigkeit so wenig weggedeutet werden kann als die Lebensform oder der Lebensprozeß.

Das Prinzip der Erhaltung im dynamischen Gleichgewicht liegt in Roux s Begriff der Selbstregulation, indem die geänderten Verhältnisse andere, dem Ganzen in seiner Funktionsfähigkeit nützliche Funktionsgrade auslösen (1915), wie in dem, was die Vitalisten die „Gerichtetheit", „Planmäßigkeit" des Lebendigen nennen. Die „richtenden Agentien" der Vitalisten, die Richtkräfte Ed. v. Hartmanns, die Entelechie Driesch s, die diaphysischen Kräfte Reinke s, sie reduzieren sich, wenn wir ihren richtigen Kern herausschälen, auf die Kräfte, welche die Erhaltung des organischen Systems bedingen.

Es geht schon aus dem Gesagten hervor, daß eine starke Verlockung besteht, die Systemerhaltung des Organismus mit den physikalischen Gleichgewichtsprinzipien gleichzustellen. Wir haben bereits erwähnt, daß Köhler versuchte, die organischen Regulationen auf das Prinzip von Le Chatelier zurückzuführen. Dieses Prinzip liegt ebenso den Ausführungen Spencers und Cohen-Kyspers zugrunde. Ähnlich hat Bayliss (nach Needham, 1927, S. 68) die „Nostalgia" des Lebendigen, auf die Haldane seine Lehre aufbaute, daß bei Störung des stabilen Zustandes im Organismus der Gleichgewichtszustand wiederhergestellt oder ein neuer hergestellt wird, als eine Auswirkung des Prinzips von Le Chatelier aufgefaßt; ähnlich Lillie (nach Needham, 1928, S. 83). Kaschkarow will durch das Prinzip von Le Chatelier, nach dem jedes Gleichgewichtssystem bei Störung entgegengesetzte Kräfte entwickelt, welche die ersteren vernichten, Anpassungserscheinungen, wie die Bildung von Hornepiderm, Pigment, von funktionellen Strukturen im Skelett, von Knorpel, Sehnen u. a. verständlich machen. Przibram (vgl. u. S. 306f.) faßt die Regeneration als eine Beschleunigung des normalen Wachstums zur Wiederherstellung eines gestörten „Formgleichgewichts" auf, und es ist ihm auf diese Weise gelungen, Regenerationsprobleme, wie die kompensatorische Hypertypie und Hypotypie, einer mathematischen Behandlung zugänglich zu machen.

Es ist freilich nicht schwer, gegen die Gleichsetzung der organischen „Systemerhaltung" mit dem physikalischen Gleichgewicht Bedenken vorzubringen. Im Or-

ganismus herrscht, wie JORDAN betont, eine andere Art von Gleichgewicht, als in den Systemen, in welchen die Chemie „Gleichgewichtsreaktionen" beobachtet. Dasjenige, was den Chemiker bei solchen Reaktionen interessiert, ist die Tatsache, daß die Erscheinungen in einem gegebenen System verschiedener chemischer Stoffe zu einem Gleichgewicht kommen, d. h. daß nach einiger Zeit die Reaktion keine merkbaren Resultate mehr gibt. Das Gleichgewicht der Faktoren innerhalb des Organismus verhält sich genau umgekehrt: überall da, wo durch einen physikalischen oder chemischen Ausgleich ein Stillstand eintreten müßte, wird dieser Stillstand durch eine im entgegengesetzten Sinn wirkende Erscheinung aufgehoben, so daß, so lange das Leben herrscht, ein wirklicher Stillstand niemals eintritt.

Und in der Tat hat E. BAUER (1920) eine gerade entgegengesetzte Formulierung als Grundgesetz der Biologie vorgeschlagen. Er weist mit Recht in einer der unserigen durchaus ähnlichen Weise auf die Unfruchtbarkeit des „Mechanismus" und „Vitalismus" hin: angenommen, die Auffassung des Vitalismus wäre im Recht, so wäre sie doch völlig unfruchtbar, wenn man nur dabei bliebe, eine vitale Kraft anzunehmen und alles Unerklärliche auf sie zurückzuführen; es müßten vielmehr spezielle Eigenschaften, Wirkungsweisen, dieser Lebenskraft aus der Erfahrung ausgesucht oder postuliert werden, um die Tatsachen auf sie zurückführen zu können. Wäre aber die mechanistische Auffassung im Recht, so änderte auch das nichts an dem Umstande, daß wir in der Biologie mit einer eigenartigen Gruppe von Erscheinungen zu tun haben. Wollen wir diese Tatsachen beschreiben und erklären, so müssen wir ebenso, wie es jede „reine Naturwissenschaft" tut, nach gemeinsamen Erklärungen suchen, die für diese Gruppe charakteristisch sind. Als oberstes Prinzip formuliert BAUER: „Jedes Lebewesen hat das Charakteristikon, daß es ein System ist, welches bei gegebener Umgebung nicht im Gleichgewichtszustand ist und so eingerichtet ist, daß die Energie seiner Umgebung in ihm in solche Energieformen umgewandelt werden, die bei der gegebenen Umgebung gegen den Eintritt des Gleichgewichtszustandes wirken." In der Tat ist die Betonung des Gegensatzes zwischen physikalischem und lebendigem „Gleichgewicht" wesentlich. Der Systemzustand des Organischen bedeutet ein „dynamisches" Gleichgewicht, einen „(quasi-)stationären Zustand".

Das zweite Prinzip, das wir als grundlegend für die Biologie betrachten möchten, ist dasjenige der „hierarchischen Ordnung". Wir sind dieser Idee in unseren Ausführungen bereits wiederholt begegnet (LL. MORGAN, SAPPER u. a.).

Diese beiden Prinzipien, die später ihre eingehende Diskussion erfahren werden, bedeuten wohl das notwendige, aber auch hinreichende Minimum an Voraussetzungen, die zur Definition eines „Organismus" notwendig sind. Wir haben schon oben ausgeführt, daß die sie einschließende Definition ausreicht, um die Organismen von den „physischen Gestalten" des Unbelebten zu unterscheiden. Wir sehen weiter, daß die Prinzipien, die wir als biologisch grundlegend ansehen möchten, den an eine wissenschaftliche Theorie zu stellenden Forderungen entsprechen: sie explizieren das, was in unserer Definition des Lebens enthalten ist, und es scheint möglich, auf der Grundlage derselben eine Theorie unseres Gebietes zu errichten. Da die in unseren Prinzipien ausgesprochenen Momente ein Minimum dessen sind, was im Begriff „Organismus" liegt, so können wir in diesem Sinn — dem einzigen, in welchem dieser Ausdruck berechtigt ist — sagen, daß unsere Prinzipien von „apriorischer" Geltung seien.

Die Aufgabe ist nun, nachzusehen, ob diese Prinzipien tatsächlich zur Erklärung der Lebenserscheinungen geeignet sind. Es ist leicht einzusehen, warum die erwähnten Fassungen des „Prinzips der Stabilität" und ähnliche Ausdrücke kaum die Beachtung der Biologen gefunden haben. Wenn wir sagen, irgendeine organische Reaktion beruhe auf dem Prinzip des „Ausgleichs" oder des „Gleichgewichts", so ist dem Biologen damit nicht viel geholfen, weil diese Antwort auf jede Frage paßt und damit nicht geeignet ist, daß Spezifische der Erscheinungen zu erklären, worauf es dem Naturforscher eben ankommt. Nicht durch derartige leere Allgemeinheiten, sondern nur dadurch, daß in die allgemeinen, apriorischen Prinzipien möglichst konkrete und scharf präzisierte Ausdrücke eingesetzt werden, können wir hoffen, zu Erklärungen biologischer Vorgänge fortzuschreiten.

Es ist bei derartigen prinzipiellen Fragen sehr gut, wenn wir uns an einem großen Beispiel der Vergangenheit zu orientieren vermögen. Es gibt vielleicht nicht viele Beispiele, aus denen das Vorgehen einer theoretischen Wissenschaft mit so blendender Klarheit hervorgeht wie aus R. Mayers grundlegender Abhandlung „Bemerkungen über die Kräfte der unbelebten Natur". Mayer geht aus von dem aus der Definition der „Ursachen" und „Kräfte" apriorisch abgeleiteten Prinzip der Erhaltung der Kraft (der Energie würden wir heute sagen). Dieses ist zunächst eine rein formale Aufstellung; in der Erfahrung finden wir eine scheinbare Nichtgültigkeit des apriorischen Prinzips, denn wir sehen in unzähligen Fällen eine Bewegung aufhören, ohne daß sie eine andere Bewegung oder eine Gewichtserhöhung hervorgebracht hätte; dieser Widerspruch wird durch die (der Erfahrung entnommene) Feststellung gelöst, daß aus Bewegungsenergie Wärme entstehen kann; für die apriorisch geforderte Äquivalenz der Kräfte setzt also Mayer einen konkreten Wert ein, nämlich das Verhältnis Fallkraft-Wärme, und kommt so zur Aufstellung des mechanischen Wärmeäquivalents.

Wir glauben, daß das Vorgehen jeder theoretischen Ableitung im Prinzip der Mayerschen analog sein muß. Sie muß ausgehen von apriorischen, aus der Definition ihrer Objekte folgenden Prinzipien („Annahmen", „Axiome"), in die spezielle, aus der Erfahrung entnommene Bedingungen eingesetzt werden, wodurch sich ein Vergleich mit der Erfahrung und die Möglichkeit der Verifikation der Theorie ergibt.

Wir müssen allerdings bekennen, daß die exakte Durchführung einer derartigen, deduktiven Biologie weit über das Maß des heute Erreichbaren hinausgeht, was sowohl von ihrer logisch-mathematischen Form, wie auch von ihrem Inhalt gilt. Wir müssen zufrieden sein, wenn wir an geeigneten Beispielen die Brauchbarkeit unserer Prinzipien zur Erklärung von Lebenserscheinungen aufzeigen können. Der Grund dafür ist nicht nur unsere mangelhafte Kenntnis, da — wie schon Köhler bemerkte — die eigentlich organischen Probleme nicht durch weitere Aufklärung der Einzelvorgänge von selbst verschwinden; sondern eine Hauptursache liegt darin, daß die ganzheitlichen und theoretischen Aspekte der Biologie bisher kaum ins Auge gefaßt wurden.

k) Die Bedeutung der organismischen Auffassung

Wir stehen am Schluß unserer einleitenden Ausführungen. Aus der bisherigen Darstellung ist wohl klar geworden, daß die Systemtheorie des Lebens die Gegensätze des bisherigen „Mechanismus" und „Vitalismus" in sehr vollkommener Weise überwindet.

Es ist der grundlegende Einwand gegen die bisherige, physikochemische Lebenserklärung, daß sie die eigentlichen Lebensprobleme überhaupt nicht angreift, daß wir über das spezifisch Organische in ihr nichts erfahren — abgesehen von der dogmatischen Behauptung, daß es ein solches nur als täuschenden Schein gebe; daß sie uns keine aus einheitlicher Betrachtungsweise entspringende Erkenntnis, sondern nur eine Sammlung von Theorien und Kenntnissen biete (Schaxel). Alle diese Einwände entfallen gegenüber der organismischen Theorie. Sie macht durch den Begriff des organischen Systems gerade die eigentlichen Lebensphänomene, nämlich die Harmonisierung und Regulation der Vorgänge untereinander, der naturwissenschaftlichen Erforschung zugänglich; sie bietet, in Gestalt des „Begriffs des Organismus", die gesuchte, einheitliche Betrachtungsweise der Lebensphänomene. Wenn die Biologie in ihrer altmechanistischen Ausprägung die eigentlich biologischen Probleme nur dadurch erfassen konnte, daß sie dem mechanistischen Programm widerstrebende Begriffe einführte, so erledigt sich dieses Problem der Systemtheorie gegenüber in sehr einfacher Weise: einem richtungslosen, physikochemischen Geschehen gegenüber wären allerdings Begriffe wie Anpassung, Zweckmäßigkeit, Ganzheit, Organismus, Regulation, Funktion, Norm, Störung u.s.f. ganz sinnlos; andererseits aber nötigen sie uns nicht zu einer vitalistischen Auffassung; denn sie bezeichnen für die organismische Auffassung lediglich die Erhaltung jenes Systemzustandes, den wir „Leben" nennen.

Das in der „beschreibenden" Stufe der Biologie auftretende Teleologieproblem findet so in der Systemtheorie wenigstens prinzipiell seine Lösung. Wir haben uns schon durch Köhler (S. 92) sagen lassen, daß die organische „Zweckmäßigkeit" wahrscheinlich bloß ein Spezialfall eines auf die Herstellung eines Gleichgewichtszustandes gerichteten Geschehens ist. Was im Ganzen einen kausalen Gleichgewichtsvorgang bedeutet, das erscheint für den Teil als „teleologisches" Geschehen, indem die Aktion des letzteren auf das „Ziel" gerichtet erscheint, den „richtigen" Platz im Ganzen einzunehmen.

Bereits Fechner (1873) hat darauf hingewiesen, daß das „Prinzip der Tendenz zur Stabilität" mit dem teleologischen Prinzip der materiellen Natur zusammenfalle. Damit aber, daß die Tendenz zum Ziel noch nicht die Erreichung des Zieles bedeutet, gewinnen wir auch den Gesichtspunkt dafür, daß die organische Welt trotzdem fortwährend Störungen unterliegt und dabei Unzweckmäßigkeiten resultieren. Da die Tendenz zur Stabilität sich im Sinne des Kausalprinzips vollzieht, liegt darin die vermißte Vereinbarkeit beider Prinzipien, indem sich beide nur dadurch unterscheiden, daß man beim Kausalprinzip den Grund, beim teleologischen das Ziel einer und derselben gesetzlichen Aufeinanderfolge im Auge hat. Das Selektionsprinzip ver-

meinte, das teleologische Prinzip dadurch eliminieren zu können, daß von allen kausal möglichen Einrichtungen nur die zweckmäßigen sich erhielten. Gilt aber das Prinzip der Tendenz zur Stabilität, so sind dem Kausalprinzip dessen Wege nicht gleichgültig, sondern das Geschehen strebt an sich der Erreichung des Gleichgewichtszustandes zu, und wäre das nicht der Fall, so wäre überhaupt keine Gewähr gegeben, daß es je zu fortpflanzungsfähigen Einrichtungen käme, da der unhaltbaren Einrichtungen unendlich mehr als der haltbaren sind.

Während man früher als Erklärung der Geordnetheit von Vorgängen nur die Zurückführung auf maschinelle Anordnungen erblickte, gibt es noch eine andere Form der Ordnung von Prozessen, nämlich die sich aus innerer Dynamik innerhalb eines Gesamtsystems einstellende, auf welche besonders die Gestalttheorie hingewiesen hat. Wenn auch im Organismus maschinenähnliche Einrichtungen gegeben sind, so kann das organische Geschehen doch nicht als Summe von Maschinenprozessen betrachtet werden, sondern wesentlich ist die dynamische Ordnung der Prozesse, die sich aus den dem System innewohnenden Kräften ergibt, und in der jeder Vorgang mehr oder weniger vom Gesamtzustand abhängt.

Andererseits scheidet sich die organismische Biologie vollständig vom Vitalismus. Entelechien und andere psychologische oder metaphysische Faktoren sind in ihr ausgeschaltet; sie beschäftigt sich lediglich mit der objektiv festzustellenden Gesetzlichkeit materiell-energetischer Systeme[1]).

Die organismische Theorie bedeutet eine solche, die der Forschung weitgesteckte Ziele zeigt. Die Auffindung der Gesetze der Ordnung der organischen Vorgänge bedeutet ein so reiches und weitgestecktes Forschungsprogramm, wie es die Biologie bisnun überhaupt nicht besessen; ein Forschungsprogramm, das einerseits der Biologie eigentümlich und nicht eine bloße Nachahmung desjenigen anderer Wissenschaften, der Physik und Chemie, andererseits aber auch eines ist, das nicht bloß eine unerfüllbare theoretische Forderung darstellt, sondern das durch konkrete Forschungsarbeit immer vollkommener erfüllt werden kann und das zugleich eine fruchtbare Einordnung und Verwertung des gesamten, bis jetzt gewonnenen, biologischen Wissens gestattet.

Auf dieser Basis wird schließlich das letzte Ziel erreichbar sein, nämlich die Errichtung eines strengen Systems der Biologie[2]) in dem

[1]) Schaxel (1922) kennt — wie sich durch die Abfassungszeit seines Werkes erklärt — eine „organismische Biologie", die er neben der „energetischen" und „historischen" als eine der drei Grundanschauungen nennt, nur als den mit Psychoanalogien arbeitenden Vitalismus, der das Leben nach dem Muster unseres eigenen, lebendigen Selbst deutet, auch dort, wo der psychologische Ursprung, wie in der Entelechielehre, verhüllt ist (S. 265ff.). Die „organismische" Biologie in unserm Sinn hingegen wird der organischen Ganzheit vollständig gerecht, ohne in Vitalismus zu verfallen.

[2]) Logisch ist vielleicht die Bemerkung nicht uninteressant, daß es keine bloße Homonymie ist, wenn wir ebenso hinsichtlich des biologischen Objekts die „Summe" dem „System" gegenübersetzen, wie wir hinsichtlich der biologischen Forschung die eine bloße „Summe" von Kenntnissen vermittelnde Beschreibung dem erklärenden „System" gegenüberstellen. Es ist hier wie dort der Gegensatz zwischen den „Teilen" und der „Ganzheit" — das eine Mal in Hinblick auf reale Objekte, das andere Mal auf logische Zusammenhänge.

öfters angedeuteten Sinne. Ein solches System dürfte unter Zugrundelegung biologischer Grundbegriffe möglich sein, deren höchster der Begriff des Organismus ist; aus den allgemeinsten Voraussetzungen wären dann die Gesetzlichkeiten für die einzelnen Lebenserscheinungen deduktiv ableitbar. Weil von der in der atomistischen Anschauung befangenen Biologie das Grundkennzeichen des Lebens, die Organisation der Stoffe und Vorgänge, bisher fast immer übersehen, weil vielmehr der Organismus gedanklich in Einzelteile zerschlagen wurde, weil man sich begnügte, die Einzelvorgänge zu analysieren, ohne zu beachten, daß gerade die Ordnung der Prozesse sie zu Lebensvorgängen macht, mußte das einheitliche Prinzip für die Errichtung einer theoretischen Biologie fehlen. Aus dem Fehlen eines theoretischen Systems aber folgt der Mangel eines Systems von Gesetzen in der Biologie, die eben nur auf dem Boden eines solchen möglich sind; ebenso kann man die oben (S. 27f.) angedeutete Zusammenhanglosigkeit der empirisch gefundenen Gesetze in der Biologie auf diesen Mangel eines theoretischen Systems zurückführen. Nur ein theoretischer Aufbau wird dies Verhältnis ändern können.

Drittes Kapitel

Physikalisch-chemische Grundlagen

A. Biochemie

1. Einleitung

Es wurde von uns bereits im allgemeinen Teil auf die Schwierigkeiten und Grenzen der chemischen Untersuchung des Lebendigen hingewiesen, die wir hier nochmals mit den Worten eines Biochemikers wiederholen wollen:

Kiesel (1929) schreibt: „Wir müssen annehmen, daß viele von den wohl äußerst labilen Substanzen des eigentlichen Protoplasmas durch unsere ungeschickten Hände während der Verarbeitung zerstört und unkenntlich verändert werden. Ein Teil dieser veränderten Körper muß, als der jetzigen Untersuchungsmethodik unzugängliche Trümmer, beiseite gelassen werden; ein anderer Teil kann in Form von chemisch definierbaren und faßbaren Körpern ausgeschieden werden, dabei aber nur noch in unserer irrtümlichen Vorstellung die Stellung von richtigen nativen Substanzen des Protoplasmas einnehmen. . . Durch die nicht zu vermeidende physikalische Zerstörung des Protoplasmas während der Analyse müssen Mischungen und Verschiebungen entstehen, bei denen die früher getrennt vorhandenen Stoffe zusammentreffen, miteinander reagieren und einander chemisch und physikalisch verändern."

Dieser Tatbestand, daß die Biochemie nie das lebende Protoplasma untersuchen kann, sondern stets nur dessen Trümmer nach der Abtötung, kann auch nicht — wie Needham (1928) will — durch den Hinweis darauf entkräftet werden, daß die moderne physikalische Chemie eine ganze Menge von Methoden ausgearbeitet hat, welche geringe oder gar keine Störungen des Lebens herbeiführen: Injektion von Indikatoren in die lebende Zelle (Chambers), Einführung von Mikroelektroden (Gelfan), Viskositätsbestimmung durch Einführung einer winzigen Metallkugel in die lebende Zelle, die durch einen Elektromagneten angezogen wird (Seifriz), Röntgenstrahlenuntersuchung pflanzlicher Gewebe (Sponsler und Crozier), Untersuchung der Temperatureffekte auf Paramäzium, das durch einen Glastubus mit ungleicher Temperatur schwimmt (Glaser). So sehr diese schönen Methoden sich der physikochemischen Untersuchung des Lebendigen ohne dessen Schädigung annähern, so ist doch zu beachten, daß sie alle der physikalischen, nicht der analytischen Chemie angehören. D. h., sie erlauben uns wohl die Bestimmung gewisser physiko-chemischer Eigenschaften des lebenden Protoplasmas ohne Störung; aber eine Feststellung der in ihm vorhandenen, chemischen Körper in ihren quantitativen Verhältnissen ist nicht möglich, und wird nach dem Wesen der chemischen Methodik auch nie anders möglich sein, als indem man das Protoplasma in seine Teile zerlegt.

Wir haben weiter bereits betont, daß die Mitteilung, der Organismus bestehe aus diesen und jenen Eiweißkörpern, Kohlehydraten, Fetten, Salzen u.s.f. in dieser und jener Menge, uns kein Verständnis dafür gewährt,

daß er nun Eigenschaften und Tätigkeiten aufweist, die durch eine ungeheure Kluft vom Geschehen im Unbelebten getrennt scheinen. Es ist heute nicht mehr vonnöten, über jene Theorien Worte zu verlieren, welche die eigentlich „lebendige Substanz" als eine chemisch einheitliche Verbindung besonderer Art (PFLÜGER, „lebendes Eiweiß"; VERWORN, „Biogen") betrachteten, der im Gegensatz zu den der organischen Chemie bekannten, „toten" Eiweißkörpern die elementaren Lebenseigenschaften zukommen sollten. Diesen haltlosen Hypothesen der „Verbindungstheorie" (VON TSCHERMAK) gegenüber ist die heute allgemeine und durch die gesamten Ergebnisse der Biochemie und physikalischen Chemie gerechtfertigte Anschauung die „Komplextheorie", daß die einzelnen Stoffe der „lebenden Substanz" im Prinzip keine anderen sind, als wir sie jederzeit im Reagenzglas darstellen können, daß vielmehr das „Leben" des Protoplasmas auf der richtigen quantitativen Mischung und dem Zusammenwirken der an sich „toten" Einzelstoffe beruhe.

Dennoch erfordert auch diese Anschauung einen Kommentar. Der soeben angewendete Begriff „Mischung" entspricht schlecht dem, was wir über den eigentlichen Charakter des Lebendigen zum Ausdruck bringen wollen. Wenn wir die im Protoplasma vorhandenen organischen Verbindungen, ebenso die hier gegebenen Fermente und Ionen in den richtigen quantitativen Verhältnissen zusammen„mischten", so würden sie allerlei physiko-chemische Reaktionen ausführen und schließlich in einen Gleichgewichtszustand übergehen. Keineswegs aber würden sie jenes Zusammenspiel und jene Harmonisierung der Prozesse ergeben, wie sie eben das Lebensgeschehen und dessen „dynamisches Gleichgewicht" ausmachen, und die eigenartige, morphologische Ordnung einer Zelle.

Wir müssen darum an die Stelle der Verbindungs- und Mischungstheorie eine dritte, die Systemtheorie setzen. Der Träger des Lebens ist nicht irgendeine einzelne, komplizierte und labile Eiweißverbindung, nicht ein Gemisch organischer Verbindungen in richtigen Mengenverhältnissen, sondern Leben ist eine Ordnung oder Organisation, die aus den an sich „toten" organischen Substanzen gebildet wird. Daß die richtige „Mischung" zum Leben nicht ausreicht, sondern dieses an die Struktur gebunden ist, zeigte uns ja bereits der zerriebene Schleimpilz, bei welchem wir (wenigstens am Anfang, ehe weitere Zersetzungen eingetreten sind) kaum bezweifeln können, daß die richtige „Mischung" noch gegeben ist, der aber dennoch nicht mehr „lebt".

Man könnte meinen, daß die eben gegebene Ausführung recht überflüssig sei, da die skizzierte Auffassung ohnedies die allgemein akzeptierte ist. Dem ist jedoch nicht ganz so. Auch heute noch wird z. B. in den (ausgezeichneten) Referaten von OPPENHEIMER und SPEK im „Lehrbuch der allgemeinen Physiologie" ständig von „lebender Substanz" gesprochen; nach OPPENHEIMER (S. 237) sind die Bestandteile des Protoplasmas einzeln an sich chemisch definierte Stoffe, die aber durch besondere Zustände als Gemisch ein physiko-chemisch bedingtes System lebender Substanz bilden; nach S. 239 ist aber das Protoplasma eine „Maschine" — und es ist schwer einzusehen, wie ein „Gemisch" chemischer Substanzen zugleich eine „Maschine" sein soll. Es ist selbstverständlich leicht, an jeder der kritisierten Stellen zu erkennen, welche Vorstellungen — nämlich ungefähr die soeben als „Systemtheorie" ange-

deuteten — diesen Formulierungen zugrunde liegen; jene mißleitenden Ausdrücke („lebende Substanz", „Gemisch", „Maschine") sind aber gefährlich, weil sie leicht dazu führen, daß wir gerade das grundlegende Problem des Organischen, die Ordnung, übersehen und dasselbe durch jene Formulierungen erledigt glauben. Klarheit der Begriffe ist wissenschaftlich nicht weniger notwendig als Exaktheit in den Tatsachen.

Die Aufgabe der Biologie wird es also sein, diese Organisation, die von den Molekülen der organischen Stoffe über eine sehr große Anzahl von Stufen bis zum vielzelligen Gesamtorganismus (ja über diesen hinaus bis zu Lebensgemeinschaften u. ähnl.) zieht, zu erkennen und zu erklären. Diese Aufgabe ist heute nur fragmentarisch lösbar; sie kann auch nicht auf einem einzigen Wege angegriffen werden, sondern führt uns von der organischen Chemie über die Kolloidchemie zur mikro- und makroskopischen Anatomie, wobei wir freilich gerade an wichtigen Wendepunkten die Unzulänglichkeit unseres gegenwärtigen Wissens eingestehen müssen. Wir haben damit das Grundthema der folgenden Kapitel angegeben. Es kann nicht die Aufgabe unserer theoretischen Biologie sein, eine kurz gefaßte Darstellung der organischen Chemie und der physikalischen Chemie zu vermitteln, über die zahlreiche Einführungen und Lehrbücher zur Verfügung stehen; wir wollen auf diesen Gebieten nur einen knappen Überblick dessen bieten, was uns den theoretisch-biologischen Problemen näher bringt.

2. Biochemische Grundlagen

Ganz im Rohen gesprochen, können wir als chemische Grundlage des Protoplasmas eine Dreiheit von Stoffgruppen angeben. Wir finden dasselbe als ein in ständigem „Stoffwechsel" begriffenes System, das bestimmte energetische Leistungen verrichtet. So finden wir erstens die Gruppe der Baustoffe, welche dieses System aufbauen, und der Betriebsstoffe, welche als Energielieferanten fungieren. Diese Gruppe umfaßt die eigentlich „organische" Materie, Eiweißkörper, Kohlehydrate, Fette, Lipoide. Eine scharfe Grenze zwischen Bau- und Betriebsstoffen ist dabei nicht zu ziehen; es kann lediglich gesagt werden, daß gewisse Stoffgruppen — z. B. Eiweißkörper, Lipoide — hauptsächlich Baumaterial und nur in zweiter Linie Betriebsstoffe, andere — z. B. Stärke, Glykogen, Fette — umgekehrt hauptsächlich Betriebsstoffe sind. Die Lebensleistungen könnten zweitens nicht vollbracht werden, wenn das Lebenssubstrat nicht chemische Stabilität, die es zum Baumaterial befähigt, mit Abbaufähigkeit verbinden würde, um energieliefernd wirken zu können. Diese Bedingung wird in der Tat von den organischen Verbindungen in höchstem Maße erfüllt: sie sind an sich chemisch träge, doch unter dem Einfluß der Fermente leichter Zersetzung zugänglich, so daß also die zu dem Prozeß „Leben" notwendigen Energien frei werden. An die eigentlichen Enzyme können etwa die sonst im Organismus vorhandenen Katalysatoren, z. B. das Eisen bei der Atmung, angeschlossen werden. Endlich drittens ist der Lebensprozeß mit seiner hohen Regulabilität nur dadurch möglich, daß das chemische System „Protoplasma" nicht eine starre Maschine, sondern ein im hohen Grade wandlungsfähiges und schmiegsames Gebilde ist. Das

wird dadurch erreicht, daß die organischen Verbindungen sich in einem bestimmten Zustand der Verteilung in Wasser, im kolloidalen Zustand befinden, welcher kolloidale Zustand durch die Einwirkung der Elektrolyte eine sehr hohe Wandelbarkeit besitzt. Die Elektrolyte regulieren den Zustand an den Systemgrenzen und sind daher für Permeabilität, Diffusion und Osmose, Stoffaufnahme und -abgabe entscheidend; sie regulieren nicht minder den Zustand der Zellkolloide im Innern und machen so die Fülle von Zustandsformen möglich, die an einer lebenden Zelle im Laufe ihres Daseins und ihrer Vermehrung, sowohl in ihrem normalen Lebensablauf als auch unter störenden Einflüssen, möglich sind. Wir dürfen daher organische Bau- und Betriebsstoffe, Fermente und Elektrolyte als die drei grundlegenden Komponenten des chemischen Systems „Protoplasma" ansprechen. Zu ihnen kommen dann noch Reserve- und Abbaustoffe, die nicht zum eigentlichen System gerechnet werden; im höheren tierischen Organismus Hormone und Vitamine; schließlich die mannigfachen Stoffe, die sich akzessorisch im Protoplasma vorfinden mögen, ohne daß wir in vielen Fällen ihre Lebensbedeutung einzusehen vermöchten.

Wie bereits betont, liegt ein mehr oder weniger flüchtiger Überblick der organischen Chemie nicht in unserm Programm. Indem wir auf die neueren Darstellungen[1]) verweisen, beschränken wir uns auf eine kurze Darlegung eines einzigen Problems, das uns theoretisch-biologisch von größter Wichtigkeit erscheint: die Frage nach der Natur der wichtigsten, organischen Baustoffe, der „hochmolekularen" organischen Verbindungen, also der höheren Kohlehydrate und Eiweißkörper.

In möglichst schematischer und von allen speziellen Schwierigkeiten absehender Form können wir das Problem etwa folgendermaßen darstellen. Ein „hochmolekulares" Polysaccharid, Zellulose oder Stärke z. B., tritt uns gegenüber als Kolloid. Dieser kolloidale Zustand muß ihm nicht — wie z. B. den Metallen — durch besondere Einwirkungen aufgezwungen werden, sondern er ist ihm der natürliche. Das Polysaccharid ist ein „Kolloid an sich", ein „Eukolloid". Die Frage ist also, welche Bedingungen es sind, die den „hochmolekularen" Stoff bei seiner Verteilung im Wasser in relativ geringem Dispersitätsgrad erhalten.

Es zeigt sich nun zunächst, daß relativ schwache Einwirkungen, die Hydrolyse durch Erhitzen mit verdünnten Säuren oder durch Fermente, ein Polysaccharid wie Stärke in relativ einfache Körper, Zucker, zerfallen lassen. Da diese Eingriffe milde sind, so ist anzunehmen, daß keine gewaltsame Zertrümmerung des organischen Körpers stattgefunden hat, sondern daß jene chemisch einfachen Gruppen, die „Bausteine" des „hochmolekularen" Stoffes, schon in ungefähr gleicher Struktur in dem höheren Kohlehydrat präexistierten; und es handelt sich nun um die Frage, wie jene Bausteine zu dem „hochmolekularen" Körper gebunden sind.

---

[1]) Eine ausgezeichnete, kurze Übersicht gibt Oppenheimer im „Lehrbuch der allgemeinen Physiologie"; eine kurze Übersicht auch im „Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie"; ausführliche Darstellung in der neuen Auflage des „Handbuchs der Biochemie".

Die naheliegendste Auffassung ist die, daß der „hochmolekulare" Stoff wirklich ein großes Strukturmolekel darstellt. Durch normale Hauptvalenzen, wie sie bei jeder chemischen Verbindung vorliegen, wären also die Bausteine zu dem hochmolekularen Körper vereinigt. Die Stärke z. B. wäre ein Polymer von Glukosemolekülen $C_6H_{12}O_6$, die sich unter Wasseraustritt zu einer Kette $(C_6H_{10}O_5)^n$ vereinigt haben. Diese Auffassung ist die „klassische", und heute noch hält STAUDINGER (1929) auf Grund von Polymerisationsstudien mit Formaldehyd im wesentlichen an ihr fest; der hochmolekulare Stoff wäre eine so lange Strukturkette, daß sie eben die kolloidale Größenordnung erreicht.

Gegen eine derartige Auffassung erheben sich jedoch gewichtige Bedenken, die zu einer andersartigen führten. Es wird nunmehr angenommen, daß die Bausteine sich durch echte chemische Bindungen zu „Grundkörpern" vereinigen, die dann durch übermolekulare Kräfte, durch Assoziation, zur kolloidalen Mizelle zusammengeschlossen werden, wobei die Größe der letzteren Teilchen durchaus von den äußeren Lösungsbedingungen mit abhängig ist; die gewöhnlichen Methoden der Molekulargewichtsbestimmung ergeben darum sehr große und sehr wechselnde Werte, weil sie nicht das Gewicht chemischer Einheiten anzeigen, sondern das „Molatgewicht" der Mizelle.

Vor allem zeigte die Röntgenanalyse der Zellulose (HERZOG), daß sie erstens aus Kristalliten besteht, und zweitens, daß die Elementarkörper derselben kleine Einheiten sein müssen, die nicht mehr als vier Zuckergruppen enthalten. Sehr anschaulich ist auch der Befund von HESS (1926), daß Zellulose sich in Kupferamminlösung als einfach molekulares Glukosan $C_6H_{10}O_5$ löst; von höheren Struktureinheiten ist nichts zu entdecken.

Diese Befunde mußten also zu einer der erstgenannten entgegengesetzten Auffassung führen. Es wäre zu folgern, daß chemisch die Zellulose durch $C_6H_{10}O_5$ definiert ist; diese Grundkörper aber würden durch von den chemischen Strukturbindungen verschiedene Kräfte, „Nebenvalenzen", VAN DER WAALSsche Kräfte, zu den höheren Gebilden assoziiert. Nach KARRER sind diese die Grundkörper zusammenhaltenden Kräfte von derselben Art wie die kristallinischen Gitterkräfte; was die Atome in ihrer regelmäßigen Anordnung in der Gitterstruktur eines Kristalles sind, das stellen bei den Polysacchariden die Grundkörper dar, die durch ebensolche Gitterkräfte regelmäßig angeordnet, die von HERZOG nachgewiesene, kristallinische Struktur verursachen.

Die hauptsächliche Schwierigkeit dieser Auffassung ist, daß für diese als Baustein der Zellulose angenommenen Zuckeranhydride (Glukosan $C_6H_{10}O_5$) wieder besondere Arten der Bindung angenommen werden müßten; denn die bekannten, frei darstellbaren Glukosane haben zwar im festen Zustand eine Kristallstruktur aus Molekülgittern, aber sie sind im Wasser löslich, d. h. die Gitterkräfte werden von den zerteilenden Kräften des Wassers überwunden, während die Gitterkräfte in der Mizelle viel stärker sein müssen, so daß zu ihrer Sprengung die Kräfte des Wassers nicht ausreichen.

Nach den Untersuchungen von K. H. Meyer und Mark (1928, Zusammenfassung: 1930) dürfte die Wahrheit ungefähr in der Mitte liegen (obwohl weitaus nicht alle Widersprüche und Schwierigkeiten heute schon beseitigt sind). Meyer kommt durch Berechnungen des Kristallbaues der Zellulose auf Grund der Atomentfernungen zu dem Schluß, daß sich zunächst durch Hauptvalenzen Ketten von etwa 100 Glukoseresten ergeben und daß dann weiter durch Assoziation, Nebenvalenzen, immer 60—100 solcher Ketten ein Teilchen, eine Mizelle bilden. Es wird also einerseits durch diese Auffassung die Theorie der kleinen Bausteine ausgeschlossen; die Zellulose ist wirklich ein „hochmolekulares" Gebilde, indem in ihr jene Hauptvalenzketten vorliegen. Andererseits aber verliert der Begriff der „chemischen Verbindung" und der alte Molekülbegriff seinen Sinn: denn man kann die Hauptvalenzketten nicht mehr als „Moleküle" im alten Sinn auffassen, da sie ja verschiedene Länge besitzen können; ebenso kann die Mizelle nicht als homogen aufgefaßt werden, da Form, Größe, Lagerung der Grundkörper verschieden sind und höchstens ihr Durchschnittswert anzugeben ist; man kann nicht mehr mit den osmotischen Methoden der Molekulargewichtsbestimmung die Größe des Moleküls angeben, da diese uns immer nur das Gewicht einer aus vielen Ketten bestehenden Mizelle liefern.

Die Entwicklung der Anschauungen über die Eiweißkörper war derjenigen über die Kohlehydrate durchaus parallel und von ihr abhängig. Ausgangspunkt waren E. Fischers klassische Polypeptidsynthesen, in denen er bis zu 19 verschiedene Aminosäuren miteinander zu verkoppeln vermochte. Es war deshalb die Anschauung herrschend, daß die Eiweißkörper riesige, peptidartig in Kettenbindung aufgebaute Moleküle seien.

Es erscheint heute nicht sicher, ob die Peptidbindung wirklich die bei den Eiweißkörpern einzige oder grundlegende ist. Trotz der großen Ähnlichkeit mit den Polypeptiden weisen die Eiweißkörper doch auch charakteristische Unterschiede auf: die ersteren sind im Gegensatz zum Eiweiß nicht durch Pepsin verdaulich; auch die Behandlung mit chemischen Reagenzien (Methylierung, Desamidierung, Formolierung u.s.f.) zeigt, daß Fischers Annahme, die Eiweißkörper seien als Ketten von Aminosäuren aufzufassen, vielfach nicht befriedigt. Es dürften daneben auch zyklische Bindungen vorhanden sein (Siegfried, Troensegaard). Abderhalden betrachtet die Proteine als Assoziationsprodukte zyklischer Anhydride nach dem Typus des Diketopiperazins; er machte das Vorkommen von Diketopiperazinen in den Proteinen unmittelbar anschaulich, indem diese die Pikrinsäurefarbreaktion geben, im Gegensatz zu den Aminosäuren und höheren Polypeptiden. Die Meinungen gehen freilich noch recht auseinander.

Während diese Frage mehr chemisches Interesse hat, ist das Problem der Molekularstruktur der Eiweißkörper von allgemeiner theoretischer Bedeutung, das sich, wie erwähnt, in ähnlichen Bahnen entwickelte, wie die Anschauungen über die Polysaccharide. Die erste Annahme war wiederum die eines riesigen Strukturmoleküls des Eiweißes; die älteren Methoden der Molekulargewichtsbestimmung ergaben phantastisch hohe Werte (z.B.

aus dem Fe-Gehalt für Hämoglobin [$C_{758}H_{120}N_{135}O_{218}FeS_3$] 16,669). Noch höhere, stets über 10000 liegende Werte erhält man nach dem ungeheuer geringen Diffusionsvermögen, dem geringen osmotischen Druck, dem Säurebindungsvermögen; z. B. für Hämoglobin 68300, für Albumin 67900, Pseudoglobulin 140000, Euglobulin 174000. Ganz ähnlich wie bei den Polysacchariden, ergeben die neueren Methoden ein grundlegend anderes Resultat: aus dem Röntgenspektrogramm ergibt sich nach Herzog für Fibroin ein Molekulargewicht von 600; Troensegaard fand, daß Proteine, in Phenol gelöst, Molekulargewichte von bloß 200—400 ergeben, ohne daß Hydrolyse stattgefunden hätte.

Wie für die Kohlehydrate, muß man also auch für die Eiweißkörper annehmen, daß sie aus relativ einfachen Grundkörpern bestehen, die sich durch Assoziation zu kolloidalen Gebilden zusammenschließen. Auch hier gibt es also keine obere Grenze der Molekulargröße. Der Vergleich mit dem Kristall gilt wieder, freilich mit einem grundlegenden Unterschied gegenüber den Kohlehydraten: während die letzteren bei Hydrolyse (und in organischen Lösungsmitteln) in gleichartige Bausteine (Zucker) zerfallen, so zerfallen die Eiweißkörper in verschiedenartige Aminosäuren. Bei den Eiweißkörpern müssen also die Gitterpunkte mit verschiedenen Grundkörpern besetzt sein. Welcher Art die Grundkörper hier sind, wissen wir — wie schon oben bemerkt — nicht sicher, und ebenso unsicher ist, wie sich der weitere Aufbau der Eiweißkörper aus den Grundkörpern vollzieht, wobei ähnliche Möglichkeiten (lange Polypeptidketten oder kurze Anhydridketten als Grundkörper der Assoziate) bestehen wie bei den Kohlehydraten, aber eine Entscheidung augenblicklich noch schwieriger ist. Wenn nach der Anschauung K. H. Meyers (1929, 1932) die Eiweißkörper lange Ketten darstellen, so erscheinen die tierischen Gewebe als Gespinste von solchen Hauptvalenzketten, die hier und da durch chemische Brücken, und hauptsächlich durch Nebenvalenzen verknüpft sein mögen; die Lage der Hauptvalenzketten ist entscheidend für die Festigkeit des Ganzen, indem beim Zerreißen parallel zur Richtung der Ketten nur die Nebenvalenzen mit relativ geringem Energieaufwand (1—8 Kal. pro Mol) getrennt werden müssen, während das Zerreißen quer zur Kettenrichtung, also unter Trennung der Hauptvalenzen, erheblich größere Energiebeträge (100 Kal.) beansprucht. So splittert z. B. in flüssiger Luft der unkontrahierte Muskel, in welchem die Ketten parallel orientiert sind, in seiner Faserrichtung; im kontrahierten Muskel, in welchem wahrscheinlich durch eine Ansäuerung der isoelektrische Punkt des Muskeleiweißes hergestellt wird, erfolgt eine Einrollung der Eiweißketten, welche die Kontraktion bedingt; der kontrahierte Muskel zerfällt dementsprechend im Splitterversuch in kleine Krümel.

Es ist klar, daß die Kombination von 15—20 verschiedenen Aminosäuren, wobei nicht nur die Art, sondern auch der Ort jeder einzelnen Aminosäure ausschlaggebend ist, und weiter die verschiedenartige Assoziation dieser Grundkörper zu kolloidalen Aggregaten eine praktisch unendliche Mannigfaltigkeit von Eiweißkörpern ergibt. Bereits die Zahl der Isomeren des Fischerschen Oktokaidekapeptids ist etwa eine Trillion,

und die Polypeptide sind (wenn die eine der oben erwähnten Anschauungen recht hat) ja erst die Grundkörper der richtigen Eiweiß„moleküle" oder richtiger -mizellen.

Diese Anschauungen sind — abgesehen von ihrer Bedeutung für die Chemie und Physik selber — gerade auch vom theoretisch-biologischen Standpunkt von größter Wichtigkeit. Strukturchemie und Kolloidchemie fangen damit an, sich zu einem einheitlichen Gebiet zusammenzuschließen — freilich dadurch, daß für die klassische Chemie grundlegende Begriffe wie der des Moleküls und der homogenen chemischen Verbindung gefallen sind. Es ist kaum eine Übertreibung, daß sich eine ganz neue Welt physiko-chemischer Kräfte damit zu erschließen beginnt. Aber nicht allein der Zusammenschluß von Struktur- und Kolloidchemie vollzieht sich durch diese Entwicklungen, sondern die bis jetzt angeführten Ergebnisse, zusammen mit den noch zu besprechenden über die Strukturbildungen in Kolloiden, machen auch die Kluft bedeutend kleiner, die früher zwischen „Molekül" und „Zelle", zwischen „Physiko-Chemie" und „Biologie" bestanden hat. Wir kommen nach der Betrachtung der Strukturbildungen in Kolloiden auf diese Probleme zurück.

3. Leben und Tod

Wir schließen hier vielleicht zweckmäßig die kurze Ausführung eines Problems an, über welches wir sehr wenig zu sagen wissen, dessen Erwähnung man aber vielleicht in einer theoretischen Biologie erwarten wird: die alte, viel und erfolglos diskutierte Frage nach dem Ursprung des Lebens. Es kann als bekannt vorausgesetzt werden, daß für die naive Naturbetrachtung bis hoch in die Neuzeit die Entstehung lebender Organismen aus totem Material nichts Verblüffendes hatte, daß Pasteur den Nachweis erbrachte, daß auch die Erreger der Fäulnis und Gärung nicht aus unbelebtem Stoff, sondern immer nur aus Keimen entstehen, die fast jedem Material anhaften, daß die materialistische Naturphilosophie Haeckels, aber auch noch viele Forscher von heute aus prinzipiellen Gründen an der Urzeugung festhalten, während Arrhenius' Panspermiehypothese die kosmische Ewigkeit des Lebens und dessen Verbreitung im Weltall durch den Strahlungsdruck des Lichtes vorsah.

Vom modernen Standpunkt kann über das Problem nur das eine gesagt werden: die Urzeugung konnte plausibel erscheinen, solange man das Protoplasma als ein „Eiweißklümpchen" ansah, d. h. solange die Einsicht in den chemischen Aufbau des Lebendigen noch äußerst geringfügig war. Gerade die großen Erfolge der physiko-chemischen Erforschung des Lebendigen zeigen uns dessen fast unentwirrbare Kompliziertheit, und machen darum mit jedem Schritt die Erklärung der Entstehung dieser unsäglich verwickelten „Maschinerie" auch schon der einfachsten Zelle durch „Zufall" unwahrscheinlicher. Die Entstehung einfacher organischer Verbindungen unter irgendwelchen Bedingungen der unbelebten Natur ist nicht als unmöglich anzusehen, da z. B. Formaldehyd auch in der toten Natur gelegentlich einmal entstehen kann und durch die Einwirkung von basischen

Stoffen auf dieses verwickelte Stoffgemische entstehen, die u. a. mindest einen richtigen Zucker, die Akrose, enthalten. Jedoch wird die freiwillige Entstehung organischer Stoffe immer unwahrscheinlicher, je komplizierter diese sind. Im Laboratorium müssen unter der zielstrebigen Leitung des Chemikers chemisch reine Ausgangsstoffe unter verwickelten Bedingungen zusammengebracht werden, um die Synthese organischer Körper zu ermöglichen — und dennoch ist diese bei höheren Verbindungen mit fast unüberwindlichen Schwierigkeiten verbunden. Die Wahrscheinlichkeit, daß die höheren organischen Stoffe sich in der Natur „durch Zufall" unter dem Spiel sich gegenseitig durchkreuzender Naturkräfte und Reaktionsbedingungen ausgebildet haben sollten, ist also sicher ungeheuer klein. Schon bei Annahme des Strukturmoleküls des Eiweißes ist — wie schon erwähnt — die Zahl der Isomeren des Oktokaidekapeptids ca. eine Trillion; würde man die Formeln dieser Trillion von Isomeren in der einfachsten Form, etwa nach Art einer Logarithmentafel, drucken wollen, und alle Druckereien der Erde in den Dienst dieser Aufgabe stellen, indem pro Jahr 50000 Bände zu je 100 Druckbogen herausgegeben würden, so würden bis zum Abschluß dieser Arbeit so viele Jahre vergehen, wie von der archäischen Periode bis zum heutigen Tage vergangen sind (Koltzoff). Die Herstellung dieser Verbindungen auch mit den Mitteln des Chemikers würde aber natürlich noch weit größere Zeit beanspruchen — und damit wäre immer erst ein kleines Bruchstück eines Eiweißkörpers erzeugt. Das kann uns einen Einblick geben, wie schwierig die Vorstellung des „zufälligen Entstehens" der „richtigen" höheren organischen Verbindungen und einer Zelle ist. Mit der Herstellung der einzelnen organischen Stoffe wäre aber erst der erste und einfachere Schritt getan; es tritt nunmehr das weit größere Problem auf, diese Stoffe in organismische Ordnung zu bringen, d. h. sie in jene Verbindungen zu setzen, daß aus ihnen das organische System wird. Es läßt sich darüber nur das eine sagen: daß jedenfalls das bloße Spiel der „anorganischen" Naturkräfte diese Leistung, der gegenüber die zufällige Entstehung eines Automobils in einem Eisenbergwerk eine Kleinigkeit wäre, nicht vollbracht haben kann. Die darwinistische Phrase, daß von den vielen möglichen Kombinationen nur die „richtigen" überlebt hätten, hilft hier gar nichts — aus dem einfachen Grunde, weil ein „Daseinskampf" sich erst eingestellt haben kann, als eben jene „Maschinen" bereits da waren, die also durch jenen horriblen Zufall zusammengewürfelt sein müßten. Ob aber vielleicht — wenn einmal bestimmte organische Grundkörper gegeben sind — durch eine besondere Art von Gesetzlichkeit diese zu übermolekularen Assoziaten und endlich zur Organisation einer Zelle mit Notwendigkeit zusammentreten konnten — darüber können wir aus dem einfachen Grunde nichts sagen, weil wir über diese Gesetzlichkeiten heute noch nichts wissen.

Bedeutungsvoll erscheinen uns in diesem Zusammenhang gewisse, theoretisch-physikalische Betrachtungen. Rashevsky (1930) hat die Verhältnisse in einem homogenen Tropfen theoretisch untersucht, in den vom äußeren Lösungsmittel Stoffe hineindiffundieren, dort miteinander reagieren und so die Masse des Tropfens vergrößern. Es läßt sich ableiten, daß unter bestimmten Bedingungen der Tropfen

nicht über eine Maximalgröße hinauswachsen kann, sondern eine Teilung eintritt, wobei die Teiltropfen bis zur nächsten Teilung weiterwachsen. Andererseits ist aber eine spontane Entstehung eines Tropfens aus der Lösung nicht möglich, obwohl in dieser alle Stoffe zur Herstellung der Tropfensubstanz vorhanden sind. „Nun sind aber die betrachteten Eigenschaften allen lebenden Organismen eigen, was in der Formel ‚omne vivum e vivo' zum Ausdruck gelangt. Es sind nun Versuche gemacht worden, diesen Umstand durch die chemische Natur der Lebensprozesse zu deuten. Die vorliegende Untersuchung zeigt aber, daß es prinzipiell noch einen anderen Weg gibt, diese allgemeine Eigenschaft der Organismen zu verstehen, indem man nämlich deren Ursprung in der jedem Organismus eigentümlichen Struktur erblickt. Wir haben zurzeit nicht genügend Tatsachen, um zwischen den beiden Möglichkeiten zu entscheiden. Man beachte aber die bekannte Tatsache, daß ein einfaches mechanisches Zerdrücken einer Zelle, bei welchem kaum sofortige starke chemische Veränderungen zu erwarten sind, die Struktur aber sicher zerstört wird, zum Tode der Zelle führt."

Wir sehen also, daß die relativ doch äußerst einfache Struktur eines Tropfens der beschriebenen Art sich nicht spontan aus den Rohstoffen der Lösung herstellen kann; wir werden wohl kaum mit dem Schlusse fehl gehen, daß eine solche spontane Entstehung der doch ungeheuer komplizierteren, organismischen Struktur erst recht nicht möglich ist.

Man nennt den ersten Hauptsatz der Physik wohl auch gelegentlich den Satz vom unmöglichen Perpetuum mobile, da er besagt, daß Energie nicht erzeugt werden kann. Wenn wir den Satz der Erhaltung des organischen Systems in ähnlicher Weise als Grundprinzip der theoretischen Biologie ansehen dürfen, so könnte man diesen analog den „Satz von der unmöglichen Urzeugung" nennen, und würde so in recht lehrreicher Weise die beiden Hauptprobleme der vorwissenschaftlichen Alchemie, Perpetuum mobile und Homunkulus zusammenstellen. Aus den angeführten Gründen müssen wir wohl dem Satz: omne vivum e vivo in der Biologie eine ähnlich grundlegende Bedeutung zumessen, wie dem Satz ex nihilo nihil in der Physik.

Mit dem Obigen ist jedoch in keiner Weise gesagt, daß die Lehre von der kosmischen Ewigkeit des Lebens, etwa in Arrhenius' Fassung, befriedigend sei. Wir können nur unsere totale Unkenntnis hinsichtlich dieses Problems bekennen.

4. Die chemische Individualität

Ein wichtiges Merkmal der Stoffe im lebendigen Organismus ist deren Spezifität. Wenn die Stoffe des Lebendigen bei den einzelnen Tier- und Pflanzenformen in hohem Maße verschieden sind, so tut man gut, mit A. v. Tschermak hier zu unterscheiden zwischen der „Qualitätsspezifität", die besonders für die Eiweißkörper gilt, die Verschiedenheit der Beschaffenheit der einzelnen Substanzen, und der „Relationsspezifität", bei der die Arteigenheit auf einem bestimmten, charakteristischen Mischungsverhältnis allgemein vorkommender Stoffe beruht. Die letztere Spezifität gilt vor allem für die Fette im Organismus.

Für die Biochemie ist natürlich in erster Linie die „Qualitätsspezifität" von Interesse. Man kann diese mit Ivanow (1926) so ausdrücken, daß die

Art im biochemischen Sinne des Wortes existieren muß und daß bei einem erweiterten systematischen Studium einer Gattung oder einer Familie die Erblichkeit und die Veränderlichkeit mit den entsprechenden chemischen Prozessen ganz regelmäßig verknüpft ist (vgl. auch Blagoveschenski, 1930). Wie weit man auf diesem Wege analytisch-chemisch schon gekommen ist, zeigen z. B. die Untersuchungen von Kutscher und Ackermann (1926), die auf Grund ihrer Untersuchungen über tierische Alkaloide versuchen, in die Tiersystematik neben morphologischen Merkmalen auch solche chemischer Art einzubeziehen (weitere Beispiele über die Artverschiedenheit der Baustoffe des Organismus bei Needham, 1929). Daß die einzelnen Klassen, Gattungen, Arten, sogar Individuen charakteristische Unterschiede ihrer Eiweißkörper zeigen, das festzustellen, bietet der lebende Organismus selbst, über die bald versagenden Methoden der analytischen Chemie hinaus, das feinste Mittel: die Serodiagnostik strebt seit Friedenthal, den Verwandtschaftsgrad systematischer Gruppen festzustellen; Mez hat seinen serodiagnostischen Pflanzenstammbaum aufgestellt (über Abstammung und Biochemie vgl. auch Krüger, 1930); die menschlichen Blutgruppen sind das beste Beispiel der innerartlichen Verschiedenheit des Chemismus (vgl. z. B. Hirszfeld, 1926). Den bisher bekannten Methoden der Untersuchung des Verwandtschaftsgrades, Bastardierung und Serodiagnostik, fügte neuerdings Erdmann (1924, 1927) als dritte die Transplantationsreaktion hinzu.

Dem Geber werden Hautstückchen entnommen, eine Zeitlang explantiert gezüchtet, zuerst in Körpersäften derselben und dann der Nehmer-Art, und endlich in letztere implantiert. Das Maß der Verwandtschaft wird gefunden in der notwendigen Zeit, während der ein Hautstückchen gezüchtet werden muß, um Einheilen zu ermöglichen. Je näher die Tiere miteinander verwandt sind, desto leichter heilt das Transplantat ein. Die Komposition des Plasmas ist nicht nur bei den einzelnen Arten, sondern auch innerhalb der Art verschieden. Tiere gleicher Spezies sind nach Erdmann, wenn auch nicht immer äußerlich sichtbar, so doch in der chemischen Zusammensetzung des Zellplasmas individuell verschieden („Individualdifferential"). Der Methode Erdmanns verwandt ist die „Syngenesiotransplantation" (Transplantation zwischen verwandten Tieren) nach Leo Loeb (1926, 1927a, b). Am besten gelingt die Transplantation von Bruder zu Bruder, weniger gut von Kindern zu Eltern und noch schlechter von Eltern zu Kindern.

Die individuelle Verschiedenheit gilt auch schon für die niedersten Organismen. Wenn Jollos der Anschauung war, daß Individuen einer reinen Linie des Paramäziums gleiche Reaktionsnorm besitzen, so hält das Lehmann (1926) für unrichtig, sobald man mit feineren Maßstäben arbeitet. Wenn man von Beobachtungen an Massenkulturen zu Einzelbeobachtungen übergeht, so zeigt sich, daß die bisher als Ausnahmen von der Regel betrachteten Schwankungen in der Teilungsgeschwindigkeit vielmehr Regelmäßigkeiten darstellen: „Tatsächlich ist nicht die von der Vererbungslehre geforderte Gleichmäßigkeit, sondern die Ungleichmäßigkeit der Teilung das Regelmäßige und Gesetzmäßige." So bezeichnet Lehmann das „Gesetz vom individuellen Verhalten" geradezu als biologisches Grundgesetz.

Wir haben schon oben gesehen, daß die ungeheuer großen Kombinationsmöglichkeiten der Grundkörper in den Eiweißstoffen diese Fülle art-, ja individualitätsspezifischer Differenzen der Organismen möglich machen. Trotzdem haben wir das Gefühl, daß bei der Zurückführung der

Verschiedenheiten der Organismen auf die Verschiedenheiten der sie aufbauenden chemischen Verbindungen das Problem nicht reinlich aufgeht. Es gibt keine Entwicklung des Chemismus der Organismen, die mit der kolossalen morphologischen Entwicklung irgendwie parallelisiert werden könnte. Danilewsky hat zwar gemeint, daß ein Fortschritt in der Komplikation der Eiweißkörper zu konstatieren sei; aber Bottazzi (1911) nennt diese Annahme unbewiesen. Er meint, daß seit der Zeit des ersten Erscheinens des Protoplasmas bis heute keine tiefgreifende Veränderung seiner chemischen Zusammensetzung stattgefunden habe. Gegenüber dieser großen Übereinstimmung des Chemismus bleiben dessen Verschiedenheiten, wie sie die Serodiagnostik auffindet, jedenfalls etwas Sekundäres. Die relativ geringfügigen, serodiagnostischen Unterschiede (etwa zwischen Schimpanse und Mensch) bilden keine ausreichende Erklärung für deren ungeheure morphologische und psychologische Verschiedenheit. Und vergleichen wir die Ähnlichkeit der physiologischen Lebenserscheinungen und der chemischen Zusammensetzung bei Amöbe und Mensch mit deren morphologischer und psychologischer Verschiedenheit, so sehen wir vollends ein, daß die Hoffnung, die letzteren Verschiedenheiten nur auf Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung zurückzuführen, verfehlt ist. Diese können also nicht auf den spezifischen Verschiedenheiten der organischen Verbindungen, sondern nur auf der verschiedenartigen Kombination der sehr ähnlichen, chemischen Verbindungen beruhen.

B. Physikalische Chemie

5. Das Protoplasma als kolloidales System

Wir haben in dem biochemischen Abschnitt den Aufbau des Lebendigen von den Molekülen über die Grundkörper bis zu den Assoziaten oder Mizellen verfolgt. Die nächste von uns zu betrachtende Stufe ist, daß im Protoplasma diese Baustoffe des Lebendigen zu einem kolloidalen System vereinigt sind.

Nur wenige, biologisch besonders bedeutsame Momente der Kolloidchemie seien kurz hervorgehoben. „Kolloidal" bedeutet einen bestimmten Fall der Verteilung oder Dispersion eines Stoffes (der dispersen Phase) in einem anderen (dem Dispersionsmittel). Wenn die Größe der Teilchen unter 1 $\mu\mu$ beträgt, so sprechen wir von einer echten Lösung, bei einer Teilchengröße von etwa 5—100 $\mu\mu$ von einer kolloidalen Lösung (Sol), über 100 $\mu\mu$ von einer Dispersion, u. zw. von einer Suspension, Emulsion oder einem Schaum, je nachdem die disperse Phase fest, flüssig oder gasförmig ist. Der Übergang zwischen diesen Arten disperser Systeme ist flüssig. Die hauptsächlichen Untersuchungsmittel kolloidaler Lösungen sind erstens das Ultramikroskop, in dessen Dunkelfeld die Teilchen im abgebeugten Licht zum Aufleuchten gebracht werden, zweitens die Ultrafiltration durch mit Kollodium oder Gelatine imprägnierte Porzellanfilter, welche die kolloidalen Teilchen bestimmter Größenordnungen zurückhalten.

Die wichtigste Einteilung der Kolloide ist die in hydrophobe und hydrophile. Bei den hydrophoben Kolloiden, z. B. in den kolloidalen Metallösungen, stoßen disperse Phase und Dispersionsmittel in scharfer Grenze aneinander; bei den biologisch

wichtigsten, hydrophilen Kolloiden (z. B. der Stärke, dem Eiweiß u.s.f.) sind die Kolloidteilchen von einer Wasserhülle umgeben (hydratisiert). Hydrophobe Kolloide sind irreversibel, d. h. sie gehen nach Eintrocknen oder Fällung bei neuerlichem Wasserzusatz nicht wieder in die Form einer kolloidalen Lösung über; läßt man hingegen die Lösung eines hydrophilen Kolloids eintrocknen, so entsteht ein Gel, ein gallertartiger Zustand, in welchem die Moleküle eng aneinandergepackt sind, und der bei neuerlichem Wasserzusatz in den Zustand eines Sols zurückkehrt.

Bei ultramikroskopischer Betrachtung befinden sich die Teilchen einer kolloidalen Lösung in heftiger Bewegung, der Brownschen Molekularbewegung. Die Erscheinung erklärt sich nach der kinetischen Wärmetheorie dadurch, daß in jedem Gas und jeder Flüssigkeit die einzelnen Moleküle in Wärmebewegung begriffen sind und die kleinen Kolloidteilchen (oder auch die Teilchen einer feinen Suspension) gleichfalls in unregelmäßige, zickzackförmige Bewegung versetzen.

Infolge der feinen Verteilung ist die Oberflächenentwicklung in kolloidalen Lösungen eine gewaltige. Jede Oberfläche aber ist der Sitz von Kräften. In einer an Luft grenzenden Flüssigkeit z. B. werden auf die im Inneren der Flüssigkeit befindlichen Teilchen von allen Teilchen der Umgebung starke Anziehungskräfte ausgeübt, auf die in der Oberfläche gelegenen Teilchen aber wirken nur die benachbarten der Oberfläche und die inneren Teilchen; daraus resultiert eine Spannung der Oberfläche, ungefähr vergleichbar der Spannung eines aufgeblasenen Gummiballs. Die grundlegende Gesetzlichkeit für die Oberflächenspannung ist das Gibbs-Thomsonsche Theorem: Stoffe, welche die Oberflächenspannung erniedrigen, müssen in die Oberfläche der Flüssigkeit hineingehen (werden positiv adsorbiert), solche, die sie erhöhen, werden negativ adsorbiert.

Von Langmuir und Harkins wurde gezeigt, daß in den feinsten, nur eine Molekellage dicken Oberflächenschichten z. B. von Fettsäuren (Palmitin-, Stearin-, Cerotinsäure) die Kohlenstoffketten senkrecht zur Oberfläche stehen, wobei die hydrophile COOH- oder OH-Gruppe dem Wasser zugekehrt, die hydrophobe CH_3-Gruppe von ihm abgekehrt ist. Die Moleküle mit gleich vielen hydrophilen Gruppen nehmen daher trotz der verschiedenen Länge ihrer Kohlenstoffketten gleiche Flächen in der Ölschicht ein (Tristearin mit 3 Kohlenstoffketten z. B. die dreifache u.s.f.); sie sind wie zugespitzte Bleistifte, die ihre Spitze dem Wasser zukehren, während das ungespitzte Ende in verschiedener Länge nach außen ragt.

Unter den organischen Stoffen erniedrigen einerseits die Proteine, andererseits die Fette und Lipoide die Oberflächenspannung und werden deshalb positiv adsorbiert. Das ist vermutlich der Mechanismus der Bildung der Plasmahaut, indem die Teilchen an der Oberfläche zusammengedrängt werden und eine Umwandlung in den Gelzustand erfahren — eine Erscheinung, welche für die Phänomene der Permeabilität grundlegend ist.

Infolge der Oberflächenentwicklung spielt die Adsorption bei den Kolloiden eine beherrschende Rolle. Das einfachste Beispiel von Adsorption ist die Entfärbung einer Farblösung durch Schütteln mit Kohlepulver, infolge der Adsorption des Farbstoffes an den feinen Kohleteilchen. Dieselbe Erscheinung macht sich der Arzt zunutze, wenn er Kohle zur Bekämpfung von Magen- und Darminfektionen verschreibt, indem die von den Bakterien erzeugten Toxine, aber auch diese selbst, durch die Oberfläche des Pulvers adsorbiert und so unschädlich gemacht werden (über die Adsorptionstheorie der Desinfektion vgl. Liesegang, 1928). Nach Freundlich können wir uns am einfachsten in folgender Weise eine Vorstellung von der Adsorption machen: in einem festen, kristallisierten Stoff sind seine Bausteine in einem Raumgitter angeordnet und durch Kräfte miteinander verbunden, die man mit den chemischen Kräften identifiziert. Im Innern des Kristalls sind diese Kräfte abgesättigt, nicht so an der Oberfläche: es ragt gewissermaßen ein Teil der chemischen Valenzkräfte nach außen und kann durch Moleküle des den Kristall umgebenden Gases oder der ihn umgebenden

Lösung abgesättigt werden. Zum Unterschied von der chemischen Verbindung, bei der die Ordnung der Valenzen vollständig und einschneidend umgeändert wird, bleiben bei der Adsorption die Atome des festen Stoffes in ihrem alten Bestand, nur die nach außen ragenden Teile ihrer chemischen Kräfte werden durch die Adsorption des Gases oder gelösten Stoffe abgesättigt. Die biologische Bedeutung der Adsorption ist überragend, wie schon daraus hervorgeht, daß wichtigste Reaktionen im Tier- und Pflanzenkörper, Kohlensäureassimilation, Atmung, Gärung, Luminiszenz u.s.f. typische Oberflächenkatalysen sind.

Eine weitere, biologisch hochwichtige Eigenschaft der Kolloide ist ihre Quellbarkeit — am einfachsten exemplifiziert durch eine ins Wasser gelegte Gelatineplatte, die ihre Volumen um ein Vielfaches vergrößert. Quellende Stoffe sind durchweg Gele.

Als letzte biologisch wichtige Eigenschaft der Kolloide sei in dieser flüchtigen Übersicht die Hysterese oder das Altern der Kolloide genannt. Fast alle kolloidalen Lösungen setzen allmählich Flocken ab, d. h. die Teilchen werden immer größer, wodurch die kolloidale Lösung schließlich in eine grobe Dispersion übergeht. Neben der Schwerkraft, die nach längerer Zeit die kolloidalen Teilchen zu Boden zieht, und dem Vorhandensein kleiner Mengen von Salzen, die allmählich ihre fällende Wirkung ausüben, ist der Entropiesatz für diesen Vorgang maßgebend: wie jede Energieart, hat auch die Oberflächenenergie der kolloidalen Teilchen eine entropische Tendenz, weshalb die disperse Phase Neigung zur Verringerung des Dispersitätsgrades zeigt. Es ist bedeutungsvoll, daß gerade die biologisch wichtigen, hydrophilen Kolloide, Eiweiß, Stärke, besonders starkes Altern aufweisen. Es sei hier nur kurz auf die Theorie des Alterns als einer Hystereseerscheinung (R. ZSIGMONDY) hingewiesen.

Wenn wir bedenken, daß eigentlich fast alle Bestandteile des lebenden Organismus Kolloide sind: das Protoplasma nicht minder als die Körpersäfte, die kolloidale Lösungen, Emulsionen oder Suspensionen darstellen, ebenso wie die festen Bestandteile, Haut, Muskel- und Nervenfasern, Bindegewebe, Zellwände u.s.f., die den Charakter eines Gels haben, so ist leicht einzusehen, daß die Kolloidchemie eine Grundlage für das Verständnis der Lebenserscheinungen geworden ist.

Das Protoplasma erscheint als ein höchst heterogenes, vielphasiges System, worin die disperse Phase durch verschiedenartigste Partikel der verschiedensten Größenordnungen, Aggregatzustände, physikalischen Beschaffenheit, chemischen Natur und physiologischen Aktivität repräsentiert wird, die untereinander von Fall zu Fall differieren. In Suspension sind Erdalkalisalze in Stütz- und Gerüstsubstanzen gegeben, in Emulsion Fette, Öle, Harze u. a., in kolloidalem Zustand Eiweißkörper, Fette, Lipoide, Fermente, höhere Kohlehydrate, in Lösung endlich einfache Kohlehydrate und Salze. Als Dispersionsmittel erscheint das Wasser, wobei von den kolloidalen Anteilen die eiweißartigen typisch hydrophil, manche Lipoide aber hydrophob sind. Für die Plasmahaut kommt vielleicht die Verteilung einer Eiweiß-Wasser-Kombination in einer Lipoidphase in Betracht. Das System ist teils im solartigen, teils im gelartigen Zustand, wobei das letztere sowohl hinsichtlich von Bildungen im Zellinneren, wie auch von den Oberflächenschichten gilt. Sowohl der Verteilungszustand, als auch der Sol-Gel-Charakter ist dabei im höchsten Grade variabel und modifikationsfähig.

Das Gesagte erscheint so selbstverständlich, daß man schwer einsieht, wie über diese Frage irgendwelche Unklarheit herrschen kann. Sehr sonderbar berührt es

darum, wenn manche Autoren den optisch leeren Teil des Protoplasmas für die Grundsubstanz halten. Das „Protoplasma selbst" ist, wie BAYLISS meint, strukturlos bei gewöhnlicher Mikroskopbeobachtung, während das Ultramikroskop seinen kolloidalen Zustand zeigt. CHAMBERS hält den bei Zentrifugierung nach Beseitigung von Makro- und Mikrosomen, Fettröpfchen u.s.f. resultierenden, optisch leeren Anteil, die übrigbleibende, strukturlose, kolloidale Lösung für die Grundsubstanz, die „Matrix" des Protoplasmas. FAURÉ-FREMIET u. a. halten das Protoplasma für ein optisch leeres Gel (vgl. GAIDUKOV, 1929). Man kann kaum das Wesen des Protoplasmas schlimmer verkennen, als indem man einen optisch leeren Teil als das „eigentliche" Protoplasma auffaßt und versucht, durch mechanische Mittel diesen zu gewinnen. Nachdem der Begriff der „lebenden Substanz" auf chemischem Gebiete abgewirtschaftet hat, kehrt derselbe Denkfehler, der Glaube an eine homogene, lebendige Substanz (einst als chemisch homogene Verbindung, jetzt als homogene kolloidale Lösung aufgefaßt) nun im moderneren Kostüm der physikalischen Chemie wieder. Wir haben es bereits bis zum Überdruß wiederholt: jeder Bestandteil des Protoplasmas, als einzelne Substanz betrachtet, ist nicht „lebendig", und sicher kein Teil „lebendiger" als der andere, sondern nur das gesamte, organisierte System lebt. Dann hat es aber gar keinen Sinn, einen optisch leeren Anteil, in dem vor allem die ganze „Organisation" beseitigt wurde, als das „eigentliche Protoplasma" aufzufassen. Solche Vorstellungen sind aber nicht nur widersinnig, sie können auch gefährlich werden. Denn gerade jener anscheinend ganz besondere Wissenschaftlichkeit und Exaktheit anstrebende Versuch zur Isolierung des „richtigen" Protoplasmas muß mit logischer Notwendigkeit zur Mystik und zum Vitalismus führen. Haben wir erst einmal das Protoplasma als eine homogene, kolloidale Lösung isoliert, so sind wir — wie auch KOLTZOFF (1928) betont — gezwungen, zur Erklärung der organischen Form eine Entelechie einzuführen. Zu diesen Konsequenzen kann man aber gar nicht kommen, wenn man sich nur bewußt bleibt — was leider die physikalischen Chemiker oft nicht tun — daß eben das „Protoplasma" nicht eine homogene Lösung, sondern vielmehr ein in bestimmter Weise geordnetes System ist, dessen Organisation eben das „Leben" mit sich führt, und die nicht geleugnet oder beseitigt, sondern vielmehr mit aller Mühe studiert werden muß. Abermals sind wir also — wieder von einem anderen Gesichtspunkt — zur Organisation als dem grundlegenden Begriff der Biologie geführt worden und es wird wohl immer klarer, wie dieser Begriff tatsächlich der Brennpunkt ist, zu dem alle Strahlen aus den verschiedensten biologischen Betrachtungsweisen zusammenlaufen.

Bei der oben angedeuteten, großen Variabilität des kolloidalen Zustandes des Protoplasmas sowohl in verschiedenen Zellen, als auch in derselben Zelle zu verschiedenen Zeiten ist es selbstverständlich, daß man alle Definitionen jenes Zustandes in zwei, drei Worten, etwa das Protoplasma sei „im Solzustand", sei „ein Gel", „ein Emulsionskolloid", „ein hydrophiles Kolloid", „eine Suspension" u.s.f. mit großer Vorsicht genießen muß. Alle derartigen Definitionen mögen für einzelne Zustände oder einzelne Objekte völlig zutreffend sein; in dem Augenblick aber, wo versucht wird, das Protoplasma schlechthin auf diese Weise zu charakterisieren, kommen wir zu den größten Widersprüchen. GAIDUKOV hat mit großer Sorgfalt diese verschiedenartigen Definitionen des Plasmazustandes zusammengetragen, als deren Ergebnis erscheint: „Quot capita tot sensus. Das ist das Resultat, zu dem die schwierigsten morphologischen, physiologischen, mikrochemischen, physiko-chemischen Untersuchungen geführt haben." Wenn wir uns bewußt bleiben, daß das Protoplasma gar nicht in einem bleibenden Verteilungszustand sein kann (denn sonst könnte es gar nicht „leben"), so erscheint uns die Folgerung selbstverständlich, „daß von einem eigentlichen, unveränderlichen und absolut notwendigen Zustand des Protoplasmas in allen Zellen keine Rede sein kann, daß ein solcher Zustand nicht gefunden worden ist."

Es seien noch kurz einige kolloidale Eigenschaften des Protoplasmas angeführt. Die Viskosität desselben hat zahlreiche Untersuchungen erfahren (Überblick: HEILBRUNN, 1927; Literaturzusammenstellung: WEBER, 1927); allerdings sind die aus Zentrifugierungsversuchen gewonnenen Resultate sehr heterogen. So errechnet z. B. HEILBRUNN (1926) für Seeigel- und Cumingiaeier eine nur ein paarmal größere Viskosität als die des Wassers, während Paramäzien nach FETTER (1926) eine 8726mal größere Viskosität haben, was die Autorin auf das Vorhandensein fibrillärer Systeme zurückführt. Gerade die Viskositätsbestimmungen zeigen, wie sehr vorsichtig man sein muß, aus Einzeluntersuchungen Schlüsse auf die Natur des „Protoplasmas" zu ziehen. Nicht nur, daß die Viskosität bei verschiedenen Zellen und bei denselben Zellen in verschiedenen physiologischen Zuständen sehr verschieden ist (und wohl sicher durch die Zentrifugierung sehr beeinflußt wird), so bedeutet die aus dem Zentrifugierungsversuch errechnete Viskosität lediglich einen Bruttowert, der über den Zustand der einzelnen Phasen des Protoplasmas nichts aussagt. Das ist besonders wichtig im Hinblick auf die Viskositätsänderungen bei Entwicklungserregung und Furchung. Wie vorsichtig man bei Viskositätsschätzungen sein muß, zeigen anschaulich SPEKS (1928) in KCl-Lösung zerschnittene Opalinen (vgl. unten S. 156), bei denen die einzelnen Wasserbläschen mit ihrem zähen Häutchen „verpappt" erscheinen und im Gegensatz zu den im äquilibrierten Salzgemisch zerschnittenen Tieren im Hellfeld nichts auszutreten scheint, so daß man auf einen extrem gelatinierten Zustand „des Plasmas" schließen könnte, während Dunkelfeldbeobachtung zeigt, daß das immens gequollene Hyaloplasma aus der Wunde ausfließt.

Im Zusammenhang sei auf eine erst in den letzten Jahren studierte Eigenschaft der Kolloide hingewiesen: auf die Thixotropie. Zu einem pastenartigen Gel erstarrtes Eisenhydroxydsol läßt sich durch bloßes Schütteln verflüssigen und erstarrt dann wieder mit einer charakteristischen Geschwindigkeit; der Vorgang ist beliebig oft wiederholbar. Ähnlich wird das Protoplasma beim Herumrühren mit der Nadel des Mikromanipulators leicht beweglich, um nach einiger Zeit wieder beträchtlichen Widerstand entgegenzusetzen (CHAMBERS, PÉTERFI, 1927). Dadurch erfährt die Frage nach dem Zustand des Protoplasmas noch eine Ergänzung: es ist ein kolloidales Gebilde, das bald solartig flüssig, bald gelartig fest sein kann, und das vielfach thixotrop ist, d. h. schon durch schwache mechanische Einflüsse können die festen Gele verflüssigt werden (FREUNDLICH).

Elastizität ist eine bei vielen Solen verbreitete Erscheinung: in kolloidalen Lösungen von Gelatine, Na-Stearat, Vanadiumpentoxyd springt ein suspendiertes Nickelteilchen, von einem Magneten angezogen und losgelassen, in die Ausgangslage zurück — im Gegensatz selbst zu einer so zähen Flüssigkeit wie Glyzerin, wo das Teilchen dort stehen bleibt, wo es durch den Magneten hingezogen wurde. In ähnlicher Weise hat zuerst SEIFRIZ (1926, 1928) nachgewiesen, daß das Protoplasma Elastizität besitzt, und diese — unter Hinweis auf die Analogie mit elastischen Seifenlösungen, deren Teilchen stäbchenförmig sind — als einen indirekten

Beweis einer spezifischen, mikroskopisch nicht sichtbaren Feinstruktur in Gestalt linearer Bausteine angesprochen.

Mit den letzten Abschnitten kamen wir bereits in die Nähe der biologisch hochwichtigen Fragen der Strukturbildung in Kolloiden und damit zur Betrachtung der physikalischen Seite der Mizellarlehre, deren chemische Grundlagen wir bereits an einer früheren Stelle erörterten.

Es seien zunächst die diesbezüglichen Ergebnisse an unbelebten Kolloiden kurz angedeutet. Viele Sole und Gele enthalten nicht-kugelförmige Teilchen, Stäbchen oder Plättchen, wie sich besonders leicht mit Szegvarys Azimuthblende (einer drehbaren Spaltblende) nachweisen läßt: nur wenn das beleuchtende Licht senkrecht zur Längsachse auffällt, leuchten solche Teilchen auf und zeigen daher, da sie in Brownscher Bewegung sind, ein fortwährendes Funkeln. Die Haltbarkeit der Seifenblasen beruht z. B. darauf, daß sich in der Seifenlösung Kolloidteilchen in Form feiner, biegsamer Fäden vorfinden, die an der Oberfläche ein verfilztes, dichtes Gerüst bilden.

Nachdem schon früher die sehr starke Doppelbrechung vieler Bestandteile des Tier- und Pflanzenkörpers erkannt wurde, hat neuerdings die Röntgenspektroskopie nach Debye und Scherrer die kristallinische Struktur sowohl der Teilchen der Metallsole, wie auch zahlreicher organischer Stoffe aufgezeigt. Kristallinische Teilchen geben das bekannte, scharfe Liniendiagramm, amorphe eine mehr oder weniger allgemeine Schwärzung. Vor allem die Untersuchungen von Herzog und seinen Mitarbeitern haben gezeigt, daß die Gerüststoffe in der Natur, wie Zellulose, Holzfasern, Chitin, Fibroin der Seide u.s.f. mikrokristallin sind; man denkt die biologischen Fasern als durch gerichtete Koagulation aus dem faserbildenden Sol entstanden.

An diese Ergebnisse über die kristallinische Natur der Kolloidteilchen schließen sich die über die freiwillige Strukturbildung in Kolloiden. Zocher hat im Vanadiumpentoxydsol eine freiwillige Strukturbildung beobachtet, indem die stäbchenförmigen Teilchen sich zu spindelförmigen doppelbrechenden Schichten anordnen, die weder Kristalle, noch Koagulationsprodukte sind; nach Freundlich ist es möglich, daß diese Strukturen insofern von biologischer Wichtigkeit sind, als sie — wie ähnlich die Liesegang-Ringe, die künstlichen Vegetationen von Quincke und Leduc — eine Bildung von „Mustern" darstellen, wie sie nach Goldschmidt jeder organischen Entwicklung zugrundeliegen. Freundlich denkt daran, die charakteristische Form der Chromosomen und die spindelförmigen Figuren der Zellteilung mit jenen Spindelformen des Vanadiumpentoxydsols in Beziehung zu setzen, da die Spindel bei der Teilung von Heuschreckenspermatozyten gelartigen Charakter hat und aus gerichteten Fasern besteht.

So hat die Mizellartheorie Nägelis eine glänzende Rechtfertigung erfahren. Nägeli nahm an, daß organische Gebilde, wie Stärkekörner, Zellulosemembranen u.s.f. nicht unmittelbar aus den Molekülen bestehen, sondern daß diese zunächst zu Molekülgruppen zusammengeschlossen sind, die ihrerseits das organische Gebilde in der Weise aufbauen, daß sie zwischen sich Raum lassen, um sich in gequollenem Zustand mit Wasserhüllen zu

umgeben. Diese Molekülgruppen nannte NÄGELI Mizellen; er schloß aus der anisodiametrischen Quellung, daß die Bausteine nicht kugelförmig seien, sondern bei gestreckter Form regelmäßig angeordnet sein müssen, sowie aus der Doppelbrechung der organischen Substanzen auf ihren kristallinischen Aufbau. Wie schon aus den obigen Ausführungen hervorgeht, sind die modernen Untersuchungsmethoden des mizellären Aufbaues erstens solche, welche die Existenz der Mizellen nachweisen: nämlich die Ultramikroskopie, die Teilchen (speziell auch nicht-kugelförmige) in den Kolloiden aufzeigt, sowie die Polarisationsuntersuchung, welche die Doppelbrechung erweist, u. zw. erstens die Eigendoppelbrechung der einzelnen Mizellen, zweitens die Formdoppelbrechung der anisotropen Anordnung der Mizellen in einer Achse; durch Ausfüllung der Intermizellarräume mit einer Flüssigkeit von gleichem Brechungsindex wie die Mizellen verschwindet die Formdoppelbrechung und nur die Eigendoppelbrechung bleibt bestehen; auf diese Weise läßt sich also erstens die Kristallinität der Mizellen, zweitens deren regelmäßige Anordnung nachweisen (Imbibitionsmethode, AMBRONN). Zweitens ermöglicht die Röntgenspektroskopie quantitative Aussagen über Größe, Form und Lagerung der Mizellen.

Biologisch von besonderer Bedeutung ist, daß der mizelläre Aufbau nicht nur den Gerüststoffen, sondern mindestens auch Anteilen des Zellplasmas und Kernes zukommt. Da das Protoplasma häufig solartig ist, so muß die optische Methode zum Nachweis der Mizellen hier versagen (wohl aber ist es durch chemische Erwägungen wahrscheinlich, daß die Eiweißstoffe ebenso wie die höheren Kohlehydrate mizellär aufgebaut sind). Bei gelartigen Strukturen, wie den starren Pseudopodien von Heliozoen, Foraminiferen, Radiolarien läßt sich der Nachweis der Doppelbrechung erbringen; sie gehen jedenfalls aus dem flüssigen Plasma durch die regelmäßige Anordnung stäbchenförmiger Mizellen hervor. Dasselbe gilt für die gelartigen „Zellskelette", die KOLTZOFF in Protozoen und Spermatozoen nachgewiesen hat und um die sich das Plasma als PLATEAUsche Figur anordnet, und wohl auch für die zahlreichen Fibrillenbildungen (Myo-, Neuro-, Tonofibrillen) des tierischen Organismus. Auch die Kernspindeln sind doppelbrechend und ebenso wurde die Doppelbrechung der Spermatozoenköpfe (RINNE, 1930) nachgewiesen. Sicher sind also im Protoplasma neben den molekular- und iondispersen Anteilen auch stäbchenförmige Mizellen vorhanden, die — vergleichbar den ZOCHERschen Strukturbildungen — zu fibrillären Strukturen anschießen können.

Die Bedeutung dieser Erkenntnisse ist außerordentlich groß; sie haben in der Tat die zwischen anorganischen und organischen Strukturen bestehende Lücke bedeutend verkleinert. Wir sehen, daß die Reihe der physikalischen Strukturen durchaus nicht mit dem alten Strukturmolekül und dem Kristall abreißt, jenseits dessen nur mehr die allgemeinen Gesetze der Dispersion und weiter die summativen, molaren Gesetzmäßigkeiten der Mechanik herrschen, sondern über dem „klassischen" Strukturmolekel erscheint noch eine Reihe höherer Bildungen. Es ergibt sich eine kontinuierliche Stufenfolge vom Atom zu den echten Strukturmolekeln, zu den nicht mehr als echte Moleküle anzusprechenden „Grundkörpern" oder

Hauptvalenzketten der Polysaccharide und Eiweißstoffe, zu den aus diesen durch Nebenvalenzbindungen entstehenden Assoziaten und Mizellen, endlich zu den Systemen gerichteter Mizellen, wie sie in den fibrillären Bildungen vorliegen. Bei jeder neuen Strukturstufe wird dabei der „Freiheitsgrad" der betreffenden Gebilde größer. Das Strukturmolekül ist durch eine starre, deterministische Formel anzugeben. Aber schon die Grundkörper, die Hauptvalenzketten im Sinne von Meyer, lassen sich nicht mehr durch eine strenge Formel, sondern nur statistisch definieren; es läßt sich nur sagen, daß ungefähr 100 Glukosereste sich zu einer Hauptvalenzkette zusammenschließen; dasselbe gilt für die Mizelle, in der sich 60—100 Ketten assoziieren, und endlich für die Faserstrukturen, die nur nach einer Achse regelmäßige Lage zeigen, während sie nach den übrigen Richtungen willkürlich geordnet sind (wie Bleistifte, die in einer langen Schachtel parallel, nach den anderen Richtungen aber ungeordnet liegen). Wir können also die höheren Einheitsbildungen nicht mehr mit einer strengen Formel, sondern nur durch eine „Statistik höherer Ordnung" determinieren. Zweifellos wird dasselbe auch für die noch höheren, spezifisch organischen Strukturbildungen gelten. Gerade die Strukturbildungen in anorganischen Kolloiden (vgl. auch Haber, 1926) zeigen uns die Möglichkeit der Ordnung in größeren als molekularen Abständen (wie solche z. B. bei der streng kristallinischen Anordnung vorliegen): werden die Zocherschen Spindeln mechanisch in Unordnung gebracht, so nehmen sie die ursprüngliche Ordnung wieder ein; plättchenförmige Kriställchen ordnen sich manchmal zu größeren Scheiben, wobei die Plättchen auch hier nicht fest miteinander verwachsen sind, sondern selbständige Flimmerbewegung behalten; die Ordnung geht unter Umständen noch weiter, indem die Scheiben sich bei freiwilligem Aufbau in streng gesetzmäßigen Abständen von der Größenordnung einer Lichtwellenlänge wiederholen, wobei diese Abstände vom Salzgehalt der Lösung abhängig sind und so elektrische Kräfte als wahrscheinlichen Ursprung verraten. Selbstredend bleibt der Abstand dieser übermizellären Anordnungen von den Strukturbildungen des Organischen noch immer groß genug: immerhin muß von den fibrillären Systemen gerichteter Koagulation irgendwie ein Übergang erfolgen zu den sich durch Teilung fortpflanzenden Organellen der Zelle. Es ist wohl eine durchaus wahrscheinliche Annahme, daß sich an die bis jetzt bekannten Gesetzlichkeiten der Ordnung der Mizellen kontinuierlich jene noch in weit höherem Maße unstarre und dynamische Ordnung mit heute freilich unbekannter Gesetzlichkeit anschließt, die wir die vitale „Organisation" des Plasmas und der Zelle nennen. Wir meinen, daß diese „Organisation", an welche die wunderbare Ordnung der Lebensvorgänge geknüpft ist, nicht durch die einfachen Gesetze der kolloidalen Dispersion erschöpft wird, sondern daß auch hier spezifische Aufbaugesetzlichkeiten herrschen, zu deren Erforschung die Methoden freilich noch erfunden werden müssen, die sich aber prinzipiell an die soeben aufgezählten Stufen anschließt. Es erscheint uns eine durchaus willkürliche und gerade das eigentliche Lebensproblem, die gesetzmäßige Ordnung der Lebensvorgänge, durchaus im Dunkeln lassende Annahme, daß die Kette der Strukturbildungen im

Protoplasma mit den heterogen aufgebauten Mizellen des Eiweißes abreiße, und jenseits dieser Grenze nur mehr die „Gesetze der Unordnung" (d. h. die letzten Endes vom zweiten Hauptsatz abstammenden Gesetzlichkeiten der wahrscheinlichkeitsmäßigen Verteilung in Lösungen), resp. die molaren Gesetze der Mechanik gelten, so daß also alle Organisation bloß ein durch keinerlei besonderes Gesetz ausgezeichnetes „Gemisch" oder eine mechanisch konstruierte „Maschine" wäre. Daß das Protoplasma oft solartigen Charakter trägt, scheint unserer Auffassung gar nicht zu widersprechen; denn auch z. B. im Vanadiumpentoxydsol walten Kräfte, die über die Flüssigkeitsbrücken hinüberwirken; ebenso werden die Mizellen im thixotropen Gel durch solche Kräfte zusammengehalten; der Übergang von Starrheit zu immer größerer Beweglichkeit und Freizügigkeit der Ordnung läßt sich also schon auf Grund der heute einigermaßen exakt bekannten Stufen (Kristalliten, Mizellen, mizelläre Strukturen) überblicken. Übrigens gibt es ja auch für das Protoplasma eine Grenze, jenseits derer seine Organisation durch mechanische und sonstige Alterationen irreversibel zerstört wird. Freilich wird die lebende Organisation nicht nur „unstarr", sondern auch „dynamisch" sein müssen: die bisher bekannten Ordnungsformen der Mizelle, des Assoziats und der kolloidalen Strukturbildung sind ja etwas Beharrliches, während die Organisation des lebenden Protoplasmas die eines in fortwährendem Stoff- und Energiewechsel begriffenen Systems ist, in welchem die aufbauenden Materien fortwährend zerfallen und neu aufgebaut werden. Das Problem der „Organisation" fließt hier mit demjenigen des „stationären Zustandes" zusammen. Die Gesetzlichkeit dieser von uns als wahrscheinlich betrachteten vitalen Ordnung oder Organisation ist freilich noch eine terra incognita; wir glauben aber, daß gerade hier die Lösung der großen Fragen der Biologie liegen werde. In späterem Zusammenhang, sobald wir die mikroskopische Organisation der Zelle besprochen haben, wird auf diese Betrachtungen zurückzukommen sein.

Zunächst aber haben wir die weitgehend durchschaubare Gesetzlichkeit des kolloidalen Zustandes des Protoplasmas zu betrachten. Es ist selbstverständlich, daß die optimale Leistung der Zelle an einen bestimmten Zustand des kolloidalen Systems, d. h. an einen bestimmten Dispersitäts- und Quellungszustand der Zellkolloide gebunden ist, so daß Veränderungen desselben auch Veränderungen in den Lebensfunktionen herbeiführen. Die Mittel, durch welche die Eukolloidität der Zelle erhalten wird, haben wir in den folgenden Abschnitten zu besprechen.

6. Die Wasserstoffionenkonzentration

Es ist allgemein bekannt, daß das Wasser — das vornehmste Lösungsmittel sowohl im Organismus wie auf der Erde überhaupt — nicht bloß aus Wassermolekülen besteht, sondern daß diese in allerdings außerordentlich schwachem Grade in Ionen mit freien elektrischen Ladungen zerfallen oder dissoziiert sind, u. zw. in das elektropositive Wasserstoffkation $H^{\cdot}$ und das elektronegative Hydroxylanion OH'. Wobei als Kation bekanntlich das beim Stromdurchgang am negativen Pol, als Anion das am positiven Pol sich ausscheidende Zersetzungsprodukt bezeichnet wird. Auf dieser

teilweisen Dissoziation beruht die — freilich geringfügige — elektrische Leitfähigkeit des Wassers. Die Gleichung, nach der die Dissoziation des Wassers erfolgt, lautet:

$$H_2O \rightleftarrows H^{\cdot} + OH'.$$

Nach dem Massenwirkungsgesetz führt diese Reaktion zu einem Gleichgewicht, das durch die Beziehung:

$$\frac{[H^{\cdot}] \cdot [OH']}{[H_2O]} = k$$

charakterisiert ist, wobei die Klammerausdrücke die Konzentration in Mol pro Liter angeben. Da die Dissoziation des Wassers sehr gering ist, so erleidet die Konzentration der undissoziierten Wassermoleküle durch sie keine meßbare Veränderung, und die Konzentration der undissoziierten Moleküle ist weit innerhalb der Fehlergrenze gleich der Gesamtkonzentration des Wassers; diese ist aber natürlich eine konstante Größe. Bringen wir also $[H_2O]$ auf die rechte Seite der Gleichung und bezeichnen wir $[H_2O] \cdot k = k_w$, so lautet die Dissoziationsgleichung des Wassers:

$$[H^{\cdot}] \cdot [OH'] = k_w.$$

k_w ist die Dissoziationskonstante des Wassers; sie hat für jede Temperatur einen bestimmten Wert und kann durch die Messung der Leitfähigkeit des Wassers bestimmt werden. Bei 22° beträgt sie rund 10^{-14}. In reinem Wasser sind also sowohl H˙- als auch OH′-Ionen in einer Konzentration von 10^{-7} enthalten; d. h. erst in 10 Millionen Litern findet sich 1 Gramm Wasserstoff in Ionen vor.

Eine Lösung ist neutral, wenn sie gleich viel H˙- und OH′-Ionen enthält, u. zw. bei 22° je 10^{-7}; bei größerer Wasserstoffionenkonzentration ist die Lösung sauer, bei geringerer alkalisch. Nach Sörensen wird die Reaktion nicht durch die Wasserstoffionenkonzentration (Wasserstoffzahl) [H˙], sondern durch den negativen dekadischen Logarithmus derselben, den Wasserstoffexponenten ph (pH) angegeben. In dieser Bezeichnung lautet die Gleichung für das Ionenprodukt des Wassers:

$$pH + pOH = pk_w = 14$$
$$pH < pOH < 7 : \text{saure Reaktion}$$
$$pH = pOH = 7 : \text{neutrale Reaktion}$$
$$pH > pOH > 7 : \text{alkalische Reaktion.}$$

Löst man in Wasser einen Elektrolyten, so zerfällt dieser mehr oder weniger vollständig in seine Ionen. Ist eines von diesen ein H˙-Ion, so wird dadurch in dem Wasser die Konzentration der H˙-Ionen um ein gewisses Vielfaches vergrößert; da die Gleichung $[H^{\cdot}] \times [OH'] = k_w$ bestehen bleiben muß, so folgt daraus, daß gleichzeitig die Konzentration der OH′-Ionen um das gleiche Vielfache vermindert werden muß; umgekehrt, wenn der gelöste Elektrolyt OH′-Ionen abspaltet. Liefert dagegen der Elektrolyt nur andersartige Ionen, aber keine H˙- und OH′-Ionen, so hat er auch keinen Einfluß auf die Dissoziation des Wassers. H˙-Ionen werden von den Säuren und sauren Salzen geliefert, OH′-Ionen von den Basen und basischen Salzen; Elektrolyten, die keine von diesen beiden Ionenarten liefern, sind die echten Neutralsalze (z. B. NaCl).

Eine starke Säure ist schon bei mäßiger Verdünnung vollständig dissoziiert; wenn man daher eine starke Base zusetzt, so vermindert sich nach dem Massenwirkungsgesetz der Gehalt an H˙-Ionen bedeutend. Eine schwache Säure (z. B. Essigsäure) ist hingegen bei mäßiger Verdünnung nicht vollständig dissoziiert; wird nun eine neutralisierende Base zugesetzt, so werden die bisnun undissoziierten Moleküle dissoziiert, die entstehenden H˙-Ionen werden von den OH′-Ionen der Base fortgefangen u.s.f., bis die letzte Spur Essigsäure dissoziiert oder die letzte Spur Lauge verbraucht ist. Analoges gilt für starke und schwache Basen. Wir müssen

darum unterscheiden zwischen der aktuellen und potentiellen Reaktion: Lösungen gleicher Äquivalente einer starken und einer schwachen Säure können ganz verschiedenen H'-Gehalt haben, und doch kann, nach der Menge von Lauge gerechnet, die zu ihrer Neutralisierung notwendig ist, ihre Aktivität gleich groß sein — deshalb, weil die schwache Säure die zur Neutralisierung notwendigen Ionen zum Teil in potentieller Form enthält, die erst allmählich ihre Umwandlung in aktuelle Ionen erfahren. Die aktuelle Reaktion ist bezeichnet durch die [H'] in der Lösung, die elektrometrisch oder durch Indikatoren festgestellt wird; die potentielle Reaktion hingegen ist bestimmt durch das Vermögen einer Lösung, zugesetzte Lauge resp. Säure zu binden, was durch Titration festgestellt wird.

Wird einer schwachen Säure (z. B. Essigsäure) eines ihrer Salze (etwa Na-Azetat) zugesetzt, so wird durch die praktisch vollständige Dissoziation des Salzes die Dissoziation der Säure noch mehr zurückgedrängt. Eine derartige Lösung, die eine schwache Säure (resp. Base) und ein Salz dieser Säure (Base) enthält, wirkt als Puffer; d. h. das Salz der schwachen Säure fängt den Stoß auf, den die Reaktion durch Zusatz von Lauge oder Säure erhält, durch den letzteren erfolgt eine relativ sehr kleine Veränderung des ph.

Neben Säuren, Basen und Salzen haben wir noch eine dritte Gruppe von Körpern, die biologisch besonders wichtigen amphoteren Elektrolyte oder Ampholyte, zu denen vor allem die Eiweißkörper gehören. Sie zeichnen sich dadurch aus, daß sie sowohl H'- als auch OH'-Ionen abdissoziieren können, also sowohl Säuren als Basen sind. In stark saurer Lösung entfalten sie ihre basischen, in stark alkalischer ihre sauren Eigenschaften. Zweitens können sie je nach der Reaktion der Lösung im Potentialgefälle sowohl nach der Anode wie nach der Kathode wandern, u. zw. in stark saurer Lösung zur Kathode, in stark alkalischer zur Anode. Drittens endlich gibt es eine gewisse Reaktion, bei der die Teilchen weder zur Anode noch zur Kathode wandern, den isoelektrischen Punkt nach Hardys Definition. Im isoelektrischen Punkt ist die Summe der abgespaltenen Anionen und Kationen ein Minimum, die Konzentration der Anionen gleich der der Kationen; bei größerer [H'] verhält sich der Ampholyt als Base, bei kleinerer als Säure. Physikalisch ist der isoelektrische Punkt gekennzeichnet durch das Minimum der Löslichkeit (und damit das Maximum der Flockbarkeit), des osmotischen Druckes, der Quellung und Viskosität.

Der ph des Blutes des Menschen und der Säugetiere hat einen konstanten Wert zwischen 7,28 und 7,44, im Mittel 7,36; d. h. seine aktuelle Reaktion ist fast neutral, ein wenig nach der alkalischen Seite verschoben. Auch Temperaturwechsel verändert die Reaktion wenig; ebenso ist der ph des arteriellen und venösen Blutes nur unbedeutend verschieden.

Der Konstanterhaltung des ph des Blutes, die erstaunlich ist, wenn wir bedenken, daß doch mit der Nahrung wechselnde Mengen von Säure oder Alkali eingeführt, daß ferner bei Muskelarbeit bedeutende Säuremengen in den Kreislauf abgegeben werden, dient eine Reihe von Regulationsmechanismen. Der erste ist die außerordentlich starke Pufferung des Blutes, in erster Linie durch Karbonate, zweitens durch Phosphate und drittens durch die amphoteren Eiweißkörper. Der Erfolg dieser Pufferung ist erstaunlich; schon Friedenthal hat festgestellt, daß man zum Blut 40—70mal so viel Natronlauge hinzusetzen muß als zu Wasser, um die gleiche Rotfärbung des Indikators Phenolphtalein zu erzielen, und gar 327mal so viel Salzsäure für die gleiche Rötung von Methylorange.

Vermöge der Puffer wird der ph des Blutes auch bei Säure- oder Laugenzusatz konstant erhalten; wohl aber ändert sich dabei natürlich das Vermögen, weiter puffernd zu wirken: auch bei der Azidose z. B. der Zuckerkranken bleibt die Wasserstoffzahl des Blutes normal (von ganz extremen Fällen — Coma diabeticum — abgesehen): die Azidose beruht also nicht auf einer Erniedrigung des ph, sondern auf einem Rückgang des Pufferungsvermögens infolge der Beschlagnahme der Alkalireserven, so daß also die sonst zur Kohlensäurebindung bereit stehenden Puffer nicht in ausreichender Menge vorhanden sind.

Bei starker Säuerung, z. B. starker Milchsäurebildung bei Arbeit, reichen diese Puffer nicht aus; nun tritt als zweiter Regulator des ph des Blutes die Atmung hervor. Nach WINTERSTEIN ist es nicht die spezielle Säure Kohlensäure, sondern die Wasserstoffionen des Blutes, welche den eigentlichen Atemreiz darstellen: er durchspülte neugeborene Kaninchen von der Aorta aus mit sauerstoffgesättigter RINGER-Lösung, wobei Apnoe eintritt, und setzte der Lösung Salzsäure, Weinsäure und Kohlensäure zu; alle drei Säuren vermögen Atembewegungen auszulösen. Die Ansäuerung des Blutes führt zu einer so genau ausgeglichenen Hyperpnoe, daß das Blut sich von neuem auf den normalen ph einstellt. Umgekehrt vermindert sich durch Infusion von Lauge und demzufolge Herabsetzung des ph die Lungenventilation und die CO_2-Spannung steigt. Die Reaktionstheorie der Atmung verlegt die Zunahme der Wasserstoffionenkonzentration dabei ins Atemzentrum, indem man annimmt, daß bei O-Mangel in ihm saure Produkte entstehen. Die Hyperpnoe wäre also nicht hämatogen, sondern zentrogen (WINTERSTEIN). HASSELBALCH unterstützte WINTERSTEINS Theorie durch seine Versuche über den Einfluß verschiedener Nahrung. Er unterschied als reduzierte Wasserstoffzahl des Blutes dessen Reaktion bei 40 mm CO_2-Spannung von der regulierten Wasserstoffzahl des Blutes im Körper. Bei Fleischkost erfolgt eine Verschiebung der reduzierten Wasserstoffzahl des Blutes nach der sauren Seite; die regulierte Wasserstoffzahl aber bleibt bei Pflanzen- und Fleischkost gleich; das kommt daher, daß bei Fleischnahrung die CO_2-Spannung in den Geweben sinkt, indem die Atemtätigkeit gerade um jenen Betrag erhöht wird, daß die regulierte Wasserstoffzahl konstant bleibt. Hier ist also deutlich, daß nicht die CO_2-Spannung den Atemreiz darstellt, daß sie sinkt, während die Atmung steigt. Nach anstrengender Muskelarbeit werden bedeutende Mengen der im Muskel gebildeten Milchsäure ins Blut abgegeben, die aus dem Bikarbonat, der sog. Alkalireserve des Blutes, CO_2 frei machen. Auf die dadurch hervorgerufene geringe Steigerung der Wasserstoffionenkonzentration antwortet das Atemzentrum; durch vermehrte Lungentätigkeit werden entsprechende Mengen CO_2 abgegeben, so daß bald wieder die normale Wasserstoffionenkonzentration hergestellt wird (HASSELBALCH u. a.).

Eine besonders interessante Sache ist es, daß nach HASSELBALCH die Pufferung des Blutes nicht ideal ist: sie könnte besser sein, wenn das Blut nur etwas saurer wäre. Aber HASSELBALCH hat wohl mit Recht betont, daß sich gerade darin wieder ein teleologisches Moment verbirgt: die mangelhafte Pufferung des Blutes liegt insofern im Interesse des Organismus, als dadurch die zur Atmungserregung erforderliche

Erhöhung der Wasserstoffionenkonzentration relativ leicht eintritt. Allerdings werden gegen die Wintersteinsche Atmungstheorie neuere Versuche eingewendet, welche dafür sprechen, daß es doch die spezifische Wirkung der Kohlensäure, die durch andere Säuren nicht ersetzt werden kann, ist, welche das Atemzentrum anregt[1]).

Als dritter Reaktionsregulator fungiert endlich die Niere, die ein Übermaß saurer, eventuell auch alkalischer Stoffwechselprodukte eliminiert. Da der Stoffwechsel in dieser Hinsicht sehr verschieden sein kann, ist klar, daß die Reaktion des Harnes innerhalb weiter Grenzen schwankt.

Mit den neueren Methoden (besonders Injektion von Farbstoffen mit dem Mikromanipulator) hat man zahlreiche Bestimmungen des intrazellulären ph vorgenommen (kurze Zusammenfassung bei Gellhorn, 1930); die Fehlerquellen dieser Methode sind freilich groß. Die Reaktion der meisten Zellen ist nicht weit entfernt vom Neutralpunkt, für die Eier der meisten Meerestiere etwa ph = 6,6, während die Amöbe (7,6) und Amphibieneier (7,2—7,3) schwach alkalische Reaktion haben, und wobei die verschiedenen Zellen charakteristische Unterschiede der Reaktion aufweisen. Die pflanzlichen Gewebe wurden von Small (Zusammenfassung: Small, 1929) und seinen Mitarbeitern als von mehr oder weniger saurer Reaktion gefunden, mit Ausnahme der Haare, die extrem alkalisch sind. Die Regulation der intrazellulären Reaktion ist ermöglicht durch die Konstanz des ph des die Zellen umgebenden Mediums, durch die Undurchlässigkeit vieler Zellmembranen für die Ionen, das Pufferungsvermögen des Zellprotoplasmas, durch das Vermögen der Zelle, Säuren, besonders Kohlensäure, auszuscheiden.

Während bei Meeresorganismen keine Veränderung des ph bei der Befruchtung eintritt (J. und D. Needham, 1926) steigt beim Amphibienei (Buytendijk und Woerdemann, 1927) bei der Befruchtung der ph bedeutend (von 7,2 auf 8,5) und nimmt bei der Furchung wieder auf 7,9 ab. In der Blastula findet man ph = 7,6—7,8. Im Blut von 8—20 Tage bebrüteten Hühnereiern (Cohn, Mirsky und Porosowsky, 1929) steigt der ph von 6,92 auf 7,22. Saure Reaktion scheint allgemein bei wachsenden Geweben, Katzenfetus, regenerierenden Pflanzen, Tumoren vorzuherrschen; wir kommen damit zu der von vielen Autoren registrierten Erscheinung, daß in Geschwulstzellen regelmäßig niedrigere Werte des ph im Vergleich zu den Mutterzellen gegeben sind (z. B. Schmidtmann, 1927). Entzündung bringt auch eine enorme Säuerung des Gewebes mit sich; sie ist das Musterbeispiel einer lokalen Azidose. Fieber bedeutet eine Verschiebung des ph nach der sauren Seite (Ogava, 1927).

Die große Bedeutung des ph für die Funktion der Zelle und die sorgfältige Regulation auf einen bestimmten Wert desselben sind ohne weiteres verständlich in Anbetracht der großen Bedeutung der elektrischen Ladung für den Zustand der Kolloide, wie sich diese durch große Veränderungen des Dispersitätsgrades bei Veränderung des ph und durch das Ausflocken im isoelektrischen Punkt kundgibt. Ein bestimmter Abstand vom isoelektrischen Punkt (der für die meisten Zellkolloide etwa bei ph = 4,5 bis 5,5 liegt) dürfte für die optimale Leistung der Zelle notwendig sein.

[1]) Ausführliche Darstellungen und Literaturangaben der ph-Regulation des Blutes z. B. bei Höber, 1926, S. 369; F. Haurowitz, 1928.

Dementsprechend ist in einer ungeheuren Menge von Untersuchungen die Abhängigkeit von Lebensvorgängen vom ph nachgewiesen worden, wovon lediglich ein paar Beispiele erwähnt werden können. Vermehrung der OH'-Ionen erhöht die Entwicklungsgeschwindigkeit der Seeigel- und Anneliden-Keime (Loeb und Herbst), die Lebenslänge von Paramäzien, letztere nicht weniger als um 100—200 % (Loeb). Durch hypertonisches Seewasser, worin [OH'] erhöht ist, gelang Loeb die künstliche Parthenogenese der Seeigeleier, wobei wahrscheinlich die Oxydationssteigerung maßgebend ist: durch geringfügige Steigerung der [OH'] konnte Warburg den Sauerstoffverbrauch der Eier um mehr als 100 % erhöhen. Andererseits macht ein ph von 4,7 jede Befruchtung unmöglich. Die rhythmische Bewegung von Medusen (Bethe) und Infusorien (Dale), der Herzschlag von Pecten (Mines), die Erregbarkeit des Muskels (Neugarten), die Hubhöhe des Herzens (Clark) ist vom ph abhängig. Bei normaler, mäßig alkalischer Blutreaktion ist nach Atzler und Lehmann (1927) eine geringe Zusammenziehung der Gefäße vorhanden, und sie dehnen sich zwischen ph = 5—7 auf. Wir haben hier einen weiteren Regulationsmechanismus: wird z. B. bei anstrengender Arbeit eine große Milchsäuremenge ins Blut abgegeben, so steigt die [H'] in dem Bereich dieser Muskeln an, die Blutgefäße erweitern sich, die durchströmende Blutmenge nimmt zu, und die Abgabe des CO_2 wie auch die Heranschaffung des O_2 wird wesentlich verbessert. Auch für die Zellteilung scheint — wie aus parenteraler Eiweißzufuhr hervorgeht, in deren Gefolge zunächst eine Azidosis und dann erhöhte Alkaleszenz des Blutes erfolgt, mit welch letzterer eine Teilungswelle parallel geht — der ph wichtig zu sein (Reding und Slosse, 1928). Das hätte wohl mit dem Einfluß auf den Quellungszustand zu tun. Nehmen wir endlich noch die Bedeutung des ph für die Wirksamkeit der Fermente, so sind damit einige Beispiele für dessen Wichtigkeit im Organismus angegeben.

Schließlich reguliert der ph des Mediums die Verbreitung von Organismen, ist also ein wichtiger ökologischer Faktor. So unterscheidet die Hydrobiologie euryione Organismen, die in stark schwankendem ph-Bereiche vorkommen, und stenoione, die nur innerhalb enger Grenzen lebensfähig sind (Bresslau, 1926). Dazu kommt die praktisch bedeutungsvolle Untersuchung über den optimalen ph-Wert des Bodens für die Nutzpflanzen. Man erkannte, daß die nutritive Bedeutung der Bodensalze wohl zu unterscheiden ist von der Wirkung der Reaktion. Wohl die meisten Böden sind stark gepuffert und ihre ph-Werte liegen zwischen 4 und 8, wobei jede Pflanze ihren optimalen ph-Wert besitzt (vgl. z. B. Arrhenius, 1927; Mevius, 1927).

7. Die Bedeutung der Elektrolyte

Es ist eine sonderbare Tatsache, daß — während die Bedeutung der übrigen Nahrungsstoffe: Wasser, Eiweißstoffe, Fette, Kohlehydrate ohne weiteres einleuchtet — die Frage nach der Bedeutung der Salze im Organismus nicht so ohne weiteres zu beantworten ist. Diese Bedeutung ist zwar nicht schwer einzusehen für die Eisen-, Magnesium-, Schwefel-, Phosphorverbindungen, die direkt als Bausteine für organische Substanzen verwendet werden. Aber die Bedeutung der übrigen Salze, vor allem der

Alkali- und Erdalkalisalze, ist minder klar. Allerdings sind die Salze die hauptsächlichen Erzeuger des osmotischen Druckes; aber das erklärt noch nicht, warum denn immer ganz bestimmte Salze für den Organismus notwendig sind. Daß das der Fall ist, beweist schon die einfache Tatsache, daß der Physiologe komplizierte Salzgemische — Ringersche, Lockesche, Gerlachsche Lösung u.s.f. — verwenden muß, um bei Blutverlust oder im physiologischen Versuch Blut oder Gewebsflüssigkeit zu ersetzen und seine Objekte am Leben zu erhalten. Die Kolloidchemie hat gezeigt, daß die Ionen den Zustand von Kolloiden in stärkstem Maße beeinflussen und liefert so die Grundlage zur Erklärung der physiologischen Ionenwirkungen.

Der Ausgangspunkt der modernen Entwicklungen sind die fundamentalen Untersuchungen Hofmeisters: er versenkte Scheiben von Gelatingallerte in neutrale Salzlösungen von äquimolarer Konzentration und verfolgte die Änderungen des Wassergehaltes; es zeigte sich, daß, wenn man bei ungeändertem Kation das Anion variiert, deutliche Unterschiede in der Quellung erscheinen, ebenso, wenn bei ungeändertem Anion die Kationen verändert werden. Die Anionen ordnen sich dabei nach der Reihe:

$$SO_4,\ \text{Tartrat, Zitrat} < \text{Azetat} < Cl < Br,\ NO_3 < J < SCN.$$

Dabei bringen Sulfat, Tartrat und Zitrat oberhalb einer bestimmten Konzentration die Gelatingallerte zum Schrumpfen, in der gleichen Richtung, schwächer, wirkt Azetat, während die übrigen bei gleicher Konzentration die Gallerte zum Quellen bringen. Für die Alkalien erhält man etwa die Reihe:

$$Li < Na < K, < NH_4,$$

danach folgen die Erdalkalien bis auf Mg, das eine Mittelstellung einnimmt. Ähnlich wie die Quellung, verhält sich die Herabsetzung des osmotischen Druckes durch die Neutralsalze (Lillie) und drittens die Löslichkeit: Hofmeister untersuchte, welche Salzmengen nötig sind, um eine Lösung von Hühnereiweiß eben zu trüben; wir erhalten wieder die gleiche Anionenreihe. So spielen also diese lyotropen oder Hofmeisterschen Reihen bei den Kolloiden eine hervorragende Rolle[1]). Eine vollständige Theorie der Neutralsalzwirkungen auf die Kolloide steht freilich noch aus.

Wir wissen nun weiter, daß die ampholytischen Eiweißkörper in alkalischem Medium als elektronegative, in saurem als elektropositive Kolloidteilchen dissoziiert sind. Es zeigt sich nun, daß die Ionenreihen von der Reaktion abhängig sind, in dem Sinne, daß sie in saurer resp. alkalischer Reaktion in entgegengesetzter Richtung verlaufen, während in neutralem Medium „Übergangsreihen" auftreten. Das wird deutlich in folgender Tabelle Höbers über die Fällbarkeit von Hühnereiweiß:

Fällungsmittel	Kationenreihe
0,03 n HCl + 0,5 n Chloride	Cs < Rb < K < Na < Li
3,5 — 5 n Chloride	**Li < Cs < Na < Rb < K**
0,03 n NaOH + 0,5 n Chloride	Na < K < Li < Rb < Cs
0,03 n NaOH + 0,35 n Chloride	Li < Na < K < Rb < Cs

Die Wirksamkeit der lyotropen Reihen wurde bei zahllosen physiologischen Erscheinungen nachgewiesen. Da wir es im lebenden Körper nie

[1]) Die Ablehnung der Lehre von den Hofmeisterschen Reihen durch Loeb (1924) ist von den Kolloidforschern einhellig zurückgewiesen worden (zur Kritik vgl. z. B. Höber, 1926, S. 226, und Pfeiffer, 1928, S. 33, wo weitere Literatur).

mit einfachen Kolloiden, sondern stets mit verwickelten Komplexen zu tun haben, da ferner die Reaktion in Betracht zu ziehen ist, so ist freilich von vornherein zu erwarten, daß wir häufig nicht den typischen HOFMEISTERschen Reihen, sondern vielgestaltigen Übergangsreihen und vollständigen Inversionen begegnen.

Die grundlegenden Versuche sind diejenigen an den Blutkörperchen der Säugetiere, die ja wegen der Einfachheit ihres Aufbaues ein ideales Objekt darstellen. Wir können sie uns — schematisch — einfach als Säckchen, gefüllt mit Hämoglobin, vorstellen; die Plasmahaut besteht aus Eiweißkörpern und Lipoiden, ihre Schädigung führt zum Austritt des Blutfarbstoffes, zur Hämolyse. HAMBURGER zeigte zuerst, daß, wenn man die Lösungen neutraler Alkalisalze so weit verdünnt, daß Blutkörperchen ihren Farbstoff austreten lassen, die Lösungen isotonisch sind; bei gleichem Grad der Hypotonie beginnt die Hämolyse. Das ist aber — wie HÖBER zeigte — nur richtig, wenn man durch genügende Verdünnung der Salzlösungen dafür sorgt, daß die Hämolyse infolge starker Hypotonie rasch erfolgt. Suspendiert man die Blutkörperchen in Lösungen, deren osmotischer Druck nur wenig unter dem inneren Druck der Blutkörperchen gelegen ist, so dauert es Stunden, eventuell Tage, bis Farbstoff austritt. Jetzt zeigt sich aber, daß bei gleichem Druck die Hämolyse von Salz zu Salz verschieden rasch erfolgt; man erhält, bei gleichem Kation, für die Wirksamkeit der Anionen die gewöhnliche HOFMEISTERsche Reihe:

$$SO_4 < Cl < Br < NO_3 < SCN < J,$$

bei gleichem Anion die Kationenreihe

$$Li < Na < Cs < Rb < K,$$

welche als Übergangsreihe anzusprechen ist. Die Deutung liegt nahe, daß von K mit stärkster bis zu Na mit schwächster Wirkung die kolloidale Plasmahaut aufgelockert wird, so daß das Hämoglobin herausdiffundieren kann. Bei gewissen Einflüssen, so von Saponin und Vibriolysin, tritt eine Umkehr der Reihen ein, was sich mit der Reihenumkehr an Kolloiden bei Änderung der Reaktion vergleichen läßt und wohl so zu erklären ist, daß durch die Reaktion der Plasmahaut mit diesen Stoffen neue Kolloidkomplexe mit entgegengesetzter Ladung entstehen.

Sehr anschaulich ist der Einfluß der Ionen auf die Flimmerbewegung (Rachenepithel des Frosches, HÖBER, *Mytilus*-, *Arenicola*-Larven, LILLIE), wobei sich die typische Anionenreihe und für die Kationen eine Übergangsreihe ergibt; hier kann die kolloidchemische Wirkung direkt sichtbar gemacht werden, indem die Cilien besonders durch Li und Na geradezu verflüssigt werden. Die Geißelbewegung der Spermatozoen (*Rana*, Meerschweinchen) wird nach GELLHORN (1927) hinsichtlich der Anionen nach der HOFMEISTERschen Reihe beeinflußt, hinsichtlich der Kationen in einer Übergangsreihe, die beim Meerschweinchen in entgegengesetzter Richtung verläuft als beim Frosch.

Ein der Hämolyse ähnlicher, eine Permeabilitätssteigerung andeutender Vorgang wurde bei pigmentierten Seeigeleiern (LILLIE) gefunden, die, aus Meerwasser in isotonische Salzlösungen übertragen, alsbald ihr Pigment austreten lassen, in Na-Lösung rascher als in Ca-Lösung, bei Variation der Anionen nach der HOFMEISTERschen Reihe. Werden die Eier nur kurze Zeit in die Salzlösung übertragen, so erfolgt parthenogenetische Entwicklung, wobei sich die Wirksamkeit der Salze in der gleichen Weise abstuft. Auch in der Parthenogenese liegt also die Wirkung einer Permeabilitätssteigerung vor, wie auch die große Zahl von Mitteln zur künstlichen Parthenogenese nach LOEB im Sinne einer solchen wirken.

In der Pflanzenzelle (vgl. KAHO, 1927) ist die Wirkung der Neutralsalze eine doppelte: 1. ihre Nährwirkung, 2. ihre kolloidchemische Wirkung. Reine Salz-

lösungen wirken — worauf wir noch zurückkommen — giftig und müssen durch Antagonisten balanziert werden. Für das Eindringungsvermögen der Neutralsalze gelten wieder lyotrope Reihen. Zwischen der Giftwirkung der Neutralsalze und ihrer Fähigkeit, ins Plasma einzudringen, besteht ein vollständiger Parallelismus: die leicht eindringenden Salze sind auch sehr giftig, die schwer eindringenden weniger. Auch für verschiedene pflanzliche Lebensvorgänge wurde die Gültigkeit der HOFMEISTERschen Reihen nachgewiesen: z. B. von PORODKO (neuestens: WARNER, 1931) für den Chemotropismus der Wurzeln, BOROVIKOW fand einen hemmenden Einfluß, SÜSSENGUTH einen Einfluß auf die nyktinastischen Bewegungen bei Salzlösungen nach der lyotropen Reihe; diese gilt auch für das Wachstum von Leuchtbakterien.

Nach BOAS (1926, 1927, 1928) steigt die Hefegärung entsprechend den Reihen: $SCN < Cl < NO_3 < SO_4$ und $Cs < Li < Na < K < Rb$. Sehr interessant ist das von BOAS studierte „Anionenphänomen". Bestimmte Anionen vermögen in einem Pilz-Bakteriengemisch eine Auswahl zu treffen, so daß durch Zusatz der betreffenden Anionen entweder nur Pilze oder nur Bakterien zur Entwicklung kommen („phyletische Elektion"). Es lassen sich demgemäß zwei Reihen aufstellen, eine bakteriotrope, der HOFMEISTERschen Reihe entsprechend, welche die Bakterien in der Richtung $SCN > J > Br > NO_3 > Cl > SO_4$ begünstigt, und umgekehrt eine mykotrope Reihe der Begünstigung von Pilzen, in der SO_4 das günstigste, SCN das ungünstigste Ion ist. BOAS versuchte auch, eine entsprechende, phyletisch-elektive Kationenreihe aufzustellen. Man hat es also mit diesem Verfahren in der Hand, mit einem und demselben Nährboden bald Bakterien, bald Pilze zur Entwicklung zu bringen.

Ein klassisches Beispiel der Elektrolytwirkung ist diejenige auf die Erregbarkeit des Muskels durch elektrischen Strom. Werden die Na- und Cl-Ionen durch isotonische Rohrzuckerlösung aus dem Muskel herausgewaschen, so geht die Erregbarkeit verloren; wird versucht, diesen erschlafften Rohrzuckermuskeln durch Elektrolytzusatz die Erregbarkeit wiederzugeben, so erweist sich außer Na nur Li dazu befähigt, während Cs, Ca, Sn, Ba, Mg dem Muskel nur eine vorübergehende, lokale Erregbarkeit verleihen und K und Rb zur Substitution völlig ungeeignet sind (OVERTON). Dabei ist vorausgesetzt, daß die Metalle dem Muskel in Form von Chloriden dargeboten werden, daß also auch die andere wichtige Komponente, das Anion Cl′, zur Verfügung steht. Bei Variation des Anions erhält man die Reihe (SCHWARZ): $SCN < J < NO_3$, $Br < Cl < CH_3COO < SO_4 <$ Tartrat $<$ Zitrat, d. h. die Erregbarkeit des Muskels wird durch Bromid, Nitrat, Jodid und Rhodanid sogar noch länger erhalten als durch Chlorid, während Zitrat, Tartrat und Sulfat rasch Unerregbarkeit herbeiführen. Analog den früheren Beispielen ist auch der Einfluß der Salze auf die Muskelerregbarkeit als eine Steigerung der Durchlässigkeit aufzufassen (zuerst von HÖBER). BIEDERMANN hatte entdeckt, daß, wenn man eine Zelle des unverletzten stromlosen Froschmuskels mit der Lösung eines K-Salzes in Berührung bringt, ein Ruhestrom von gleicher Richtung und elektromotorischer Kraft wie bei einer Verletzung auftritt. HÖBER stellte fest, daß alle Salze, welche die berührte Muskelpartie negativ machen, die Erregbarkeit rasch aufheben, während alle Salze, welche entweder den stromlosen Zustand des Muskels konservieren oder einen konträren Ruhestrom erzeugen, dem Rohrzuckermuskel die Erregbarkeit für längere Zeit wiedergeben können. Der Ruhestrom ist aber ein Analogon des die Erregung bezeichnenden Aktionsstromes. Gewisse Salze, wie die K-Salze, erzeugen also ebenso wie die Erregung eine labile und flüchtige Negativierung des Muskels und führen dabei zugleich den Muskel in den Zustand der Unerregbarkeit, d. h. in den Zustand, in dem er schon erregt ist und nicht mehr erregt werden kann — ebenso wie eine lokale Verletzung den Muskel negativ macht, wie einen erregten Muskel, und damit zugleich unerregbar. Man kann also annehmen, daß bei der natürlichen Erregung ein ähnlicher Vorgang

irgendwie durch Salze angeregt wird, wie wir ihn künstlich durch Salze erzeugen können; es ist weiter zu vermuten, daß der über den Muskel hineilende Erregungsprozeß als Komponente eine kolloidale Zustandsänderung enthält, welche durch einen elektrolytischen Vorgang innerhalb des Muskels ausgelöst wurde. In Übereinstimmung damit steht der Nachweis, daß die Erregung tatsächlich eine Steigerung der Permeabilität bedeutet (s. u. S. 174). GELLHORN (1926a) wies nach, daß die Quellung des Magens und Gastrocnemius des Frosches und der Rinderarterien nach den HOFMEISTERschen Reihen erfolgt: Lithium erschlafft, Na ist ohne Einfluß, NH_4, Rb, K bedingt Kontraktion. Damit ist die volle Parallelität des physikalischen Vorganges: der Quellung, mit den physiologischen, der Kontraktion, nachgewiesen.

Die motorischen Nerven werden nach OVERTON in ähnlicher Weise wie der Muskel durch einfache Salzlösungen unerregbar gemacht; K lähmt am stärksten, Na am wenigsten; die Anionen ordnen sich nach der lyotropen Reihe mit J an der Stelle der größten Erregbarkeitsverminderung (also umgekehrt wie beim Muskel) (GRÜTZNER, BRODSKY). Diese Veränderungen lassen sich auch im mikroskopischen Bild aufzeigen, indem die Achsenzylinder in Kalium- und Ammoniumlösungen verbreitert, aufgelockert und schlecht färbbar, in Na- und Li-Lösungen hingegen schmal und intensiv färbbar sind. Die Erregbarkeit ist also an einen bestimmten Quellungszustand gebunden und die Auflockerung der Kolloide mit Vernichtung der Erregbarkeit gleichbedeutend.

So ist also in der mannigfachsten Weise die Wirkung der Salze auf den Zustand der Zellkolloide, speziell der Grenzschichten und ihre Permeabilität, nachgewiesen, der sich in günstigen Fällen direkt mikroskopisch aufzeigen läßt und durchaus denselben Regeln unterliegt, wie die Elektrolytwirkungen auf unbelebte Kolloidsysteme. Im groben läßt sich sagen, daß die einwertigen Kationen (besonders Na) quellungsfördernd und dispersitätserhöhend, die zweiwertigen Erdalkalien quellungsvermindernd und dispersitätserniedrigend wirken. Die Schlußfolgerung liegt nahe, daß auch im normalen Leben der Zelle die Zustandsveränderungen der Zellkolloide durch die Ionen sowohl des Zellinneren wie auch des milieu interieur und exterieur reguliert werden und daß das die große Variabilität und Regulabilität der Zellfunktionen bedingt.

8. Der Ionenantagonismus

a) Einige Beispiele des Ionenantagonismus

Wenn wir im vorigen Kapitel die Wirkung einzelner Salze untersuchten, so müssen wir nun hinzufügen, daß eine derartige Betrachtungsweise unphysiologisch ist; denn die reinen Salzlösungen bedingen stets abnorme Zustände. Schon RINGER stellte fest, daß die zur Erhaltung des Froschherzens verwendete Lösung neben NaCl auch K- und Ca-Salze enthalten muß. Diese Salze üben dabei eine entgegengesetzte, wie schon RINGER sagte, „antagonistische" Wirkung aus, indem K die Diastole, Ca die Systole fördert.

Der Ausgangspunkt der modernen Lehre vom Ionenantagonismus wurden LOEBS Untersuchungen mit dem Fisch *Fundulus*. Wenn man befruchtete *Fundulus*-Eier aus dem Meerwasser in reine, dem ersteren isotonische Kochsalzlösung setzt, so sterben die Eier ab. Man kann aber

die reine Kochsalzlösung zu einem mehr oder minder brauchbaren Entwicklungsmedium machen, wenn man ihr kleine Mengen eines fast beliebigen Salzes mit mehrwertigem Kation zusetzt. Die als Antagonisten zugesetzten Salze sind einzeln in reinen isotonischen Lösungen, aber auch schon bei einer viel niedrigeren Konzentration stark giftig. Die schädigende Wirkung des NaCl wird also durch die des zweiwertigen Ions ausgeglichen; LOEB bezeichnete darum die für die Entwicklung günstigen Salzgemische als physiologisch äquilibrierte Lösungen und den gegenseitigen Ausgleich der Giftwirkung der einzelnen Ionen als Ionenantagonismus.

Eine solche äquilibrierte Lösung liegt z. B. in der RINGER-Lösung vor; diese aber ist in dem Verhältnis ihrer Ionenkonzentration ähnlich dem Blutserum, wie auch dieses der allgemeinsten, physiologisch äquilibrierten Lösung, dem Meerwasser, ähnlich ist; mit HÖBERS hübschem Ausdruck darf man sagen, daß die Organe aller Organismen, einschließlich der Wirbeltiere, ständig von einer Art Meerwasser bespült werden.

Aus der ungeheuren Fülle von Untersuchungen seien wenige Beispiele des Ionenantagonismus wiedergegeben. Die Verflüssigung der Cilien von Larven des Ringwurmes *Arenicola* durch reine Alkalisalz- (besonders Na-) Lösungen wird durch Zusatz fast beliebiger zwei- oder mehrwertiger Kationen beseitigt oder gemildert. Sogar stark giftige Ionen wie Cu, Rb, Zn können als Antagonisten wirken. Ähnliche Ergebnisse erhielt LILLIE auch mit dem Flimmerepithel von Mytilus und GELLHORN mit Spermatozoen.

Das sind Beispiele für den „apolaren" Antagonismus (s. u.); nun einige für den „polaren". In sehr exakter Weise hat OSTERHOUT die Ionenwirkung auf die Zellpermeabilität nachgewiesen: er maß die elektrische Leitfähigkeit von Zellschichten der Alge *Laminaria*, die unmittelbar von der Ionenpermeabilität der Plasmamembran abhängt. Es stellt sich heraus, daß Na- und andere Alkalisalze den Widerstand von Anfang herabsetzen, während $CaCl_2$ ihn erhöht; nach längerem Verweilen in der Ca-Lösung tritt freilich eine irreversible Schädigung der Plasmahaut ein und dann sinkt sekundär der Widerstand; in der Mischung von Alkali- und Ca-Salz bleibt er unverändert. Die einwertigen Alkalikationen wirken also permeabilitätssteigernd, die zweiwertigen Erdalkalien permeabilitätsvermindernd. Ein ähnlicher Mechanismus mag vielen anderen „polaren" Antagonismen zugrunde liegen.

Die Alkalisalze, besonders K-Salze, lähmen, wie erwähnt, den Froschmuskel, wobei es sich wahrscheinlich um eine Auflockerung der Plasmahaut handelt. Diese K-Vergiftung läßt sich durch mehrwertige Kationen, die gleichfalls den Muskel lähmen, wieder gut machen, woraus sich auf eine abdichtende und permeabilitätsvermindernde Wirkung der zweiwertigen Kationen schließen läßt. Die normale Funktion ist nur bei einem bestimmten Verhältnis der Antagonisten, des Ionenquotienten $\frac{Na + K}{Ca + Mg}$ gewährleistet, das von einer Veränderung des gesamten Salzgehaltes unbeeinflußt bleibt (LOEB, *Balanus*-Larven).

Hier kann eines der ältesten Beispiele des Ionenantagonismus angeschlossen werden: Zusatz von KCl läßt das RINGER-Herz in der Diastole, von $CaCl_2$ in der Systole stehenbleiben.

Wir sprachen bisher von dem Antagonismus zwischen zwei Ionen; eine physiologisch äquilibrierte Lösung enthält jedoch mindestens drei Salze, die Chloride des Na, K und Ca. Klassisch sind hier die Versuche von WO. OSTWALD an *Gammarus pulex*, der gegen die Gesamtheit der Salze des Meerwassers wenig empfindlich ist,

bei dem aber Ausschaltung der einzelnen Meerwasserkomponenten die Lebensdauer verkürzt, so daß also die Giftigkeit der Lösungen in der folgenden Reihenfolge ansteigt:

1. $NaCl + KCl + CaCl_2 + MgSO_4 + MgCl_2$
2. $NaCl + KCl + CaCl_2 + MgSO_4$
3. $NaCl + KCl + CaCl_2$
4. $NaCl + KCl$
5. $NaCl$.

Im Pflanzenreich wurde der Ionenantagonismus zuerst von OSTERHOUT festgestellt. Das Wurzelwachstum des Weizens wird in reiner NaCl- oder $CaCl_2$-Lösung gehemmt, während die Pflanze in ihrem Gemisch und besonders in der ternären Na- K- Ca-Lösung aufs beste gedeiht. Auch hier haben wir die Beziehungen zur Permeabilität. Die antitoxisch wirkenden Salze verhindern ein zu starkes Eindringen des giftigen Salzes, wobei in dieser Hinsicht besonders die Ca-Ionen permeabilitätsherabsetzend und entquellend wirken. Unter normalen Bedingungen ist für die Lebensfunktionen eine zu starke Permeabilität nicht günstig; sie kommt auch in der Natur kaum vor, da in den Bodenlösungen meist die entquellenden Kalksalze vorherrschen.

Die Beziehungen der Ionen in ternären und noch mehr Komponenten enthaltenden Gemischen sind sicher sehr verwickelt und dementsprechend auch die Anschauungen der einzelnen Autoren darüber verschieden. Plausibel erscheint die von RUBINSTEIN (1926) auf Grund seiner Untersuchungen an Turbellarien, Polychäten und Krebstieren gewonnene Anschauung, daß das Na-Ion eine zweifache toxische Wirkung ausübt, von der im ternären Gemisch die eine Komponente durch das K-Ion, die andere durch das Ca-Ion aufgehoben wird, so daß also beide Antagonisten des Na sind und ihre voneinander unabhängigen, entgiftenden Wirkungen sich nicht summieren oder ersetzen können. Die universelle biologische Bedeutung des ternären Salzgemisches wäre durch die zweifache Giftigkeit des NaCl bedingt. Als besonders schlagkräftiges Argument für die zweifache Giftigkeit des Na führt RUBINSTEIN LOEBS Untersuchungen über die Zytolyse des Seeigeleies an. In reiner Na-Lösung unterliegt das *Strongylocentrotus*-Ei zwei verschiedenen Zytolysearten: die eine entspricht der gewöhnlichen Art der Hämolyse, bei der das Pigment austritt und die Zelle sich in einen „Schatten" verwandelt; die zweite Art, „schwarze Zytolyse" genannt, besteht in einem Zerfall des Eies in lauter kleine Bläschen, wobei dasselbe sein Pigment behält und ganz dunkel wird. Der Zusatz von $CaCl_2$ hemmt die Schattenbildung vollkommen, verhindert aber die schwarze Zytolyse wenig oder gar nicht, umgekehrt der Zusatz von K-Ionen. Hier tritt also die angenommene, zweifache, voneinander unabhängige Giftwirkung des Na klar zutage; in anderen Fällen läßt sie sich durch eine genaue quantitative Analyse nachweisen, wobei diejenigen Erscheinungen von besonderem Interesse sind, wo es gelingt, eine toxische Wirkung von der anderen zu isolieren. Eine andere Form des Antagonismus fand GELLHORN (1930) für den Muskel, indem hier Na durch K äquilibriert wird, und außerdem Ca ein Antagonist jedes von beiden ist, so daß also das Verhältnis sich darstellen läßt: Na ⟶ K.
↘ Ca ↗

b) Klärung der Begriffe

Physiologisch genommen, ist die Erscheinung des Ionenantagonismus von ungeheurer Verbreitung und seine Wirksamkeit für die meisten Lebensprozesse nachgewiesen. Sein Wesen besteht wohl stets darin, daß die Zellkolloide in einem bestimmten Zustand der Quellung und Dispersität erhalten werden, was durch die Erhaltung eines gewissen Permeabilitäts-

grades der Zelloberfläche in der äquilibrierten Lösung, gegenüber den anormalen Veränderungen unter dem Einfluß einzelner Ionen, gewährleistet wird. Die Schwierigkeit beginnt jedoch, wenn versucht wird, die physiologische Ionenäquilibrierung kolloidchemisch zu definieren, wobei vieles, was physiologisch als einfache Aufhebung der Wirkung der Komponenten aussieht, sich als bedeutend verwickelteres und oft noch nicht völlig durchschautes Geschehen zeigt.

Die geläufige Definition des Ionenantagonismus ist die von Höber, „daß jedes Ion für sich bei bestimmter Konzentration in einer Richtung, beide zusammen aber bei derselben Konzentration in entgegengesetzter Richtung wirken". Auf den ersten Blick scheint der Antagonismus im Sinne dieser Definition eine weitverbreitete Erscheinung; nähere Analyse zeigt aber, daß sie einerseits zweifellos zum Gebiete des Ionenantagonismus gehörige Erscheinungen nicht erfaßt, und daß andererseits bei ihr anscheinend gehorchenden Erscheinungen ganz andere Verhältnisse vorliegen. So erscheint der Versuch von Rubinstein (1927) verdienstvoll, zu einer Klärung der Begriffe vorzudringen. Er betrachtet die Lebenserscheinungen selbst als Invariante und drückt nur die Beziehungen der äußeren Faktoren aus, welche ihre Konstanz nicht verschieben. Der Ionenantagonismus wird als eine symbate Abhängigkeit zwischen den Konzentrationen zweier Ionen definiert; sie werden als Antagonisten bezeichnet, wenn der Einfluß der Konzentrationsänderung des einen Ions durch eine gleichsinnige Veränderung des anderen äquilibriert wird. Eine Äquilibrierung kann aber auch bei entgegengesetztem Konzentrationsverhältnis, einer antibaten Abhängigkeit bestehen (Synergismus); hier läßt sich also eine Veränderung der Konzentration des einen Ions durch eine entgegengesetzte Veränderung seines Synergisten kompensieren; beide können sich also ganz oder teilweise ersetzen.

Mit der Feststellung einer symbaten Abhängigkeit zweier Ionen ist aber noch nicht festgestellt, daß dem physiologischen Antagonismus ein echter kolloidaler Ionenantagonismus zugrunde liegt. Von einem solchen kann offenbar nur dann gesprochen werden, wenn die antagonistischen Ionen denselben Angriffspunkt haben. Darum sind Organe mit komplizierter und zum Teil antagonistischer Innervation, wie das Herz, zur Klärung der allgemeinen Fragen wenig geeignet. Aber selbst bei einer einzelnen Zelle kann z. B. ein Ion die Plasmamembran verdichten und dadurch dem anderen das Eindringen in die Zelle verwehren — in welchem Falle wir kolloidchemisch nur von einem Pseudoantagonismus sprechen können; denn man kann es nicht als Ionenantagonismus bezeichnen, wenn ein Ion, das die Zelloberfläche verändert, die Betätigung eines anderen im Zellinneren verhindert. Rubinstein meint, daß die Vielheit des kolloidalen Angriffspunktes die Lösung des Rätsels der komplizierten physiologischen Salzgemische darstellt, indem die Na-Ionen gleichzeitig auf verschiedene Kolloide wirken; ihre Wirkung auf die einen wird durch K, auf die anderen aber durch Ca antagonistisch unterdrückt (vielleicht könnte man die Hypothese wagen, daß die beiden Kolloidanteile der eine den hydrophilen, eiweißartigen, der andere den hydrophoben, ölartigen

Anteil bedeute; diese Annahme wäre unschwer experimenteller Prüfung, auch dem Modellversuch, zugänglich).

Wenn schließlich beide Ionen auf das gleiche, kolloidale Substrat einwirken, so gibt es zwei Arten dieses echten Antagonismus. In der ersten Gruppe von Erscheinungen übt jeder Antagonist die gleiche Wirkung aus wie der andere, während im Gemisch beide Wirkungen gegenseitig unterdrückt werden. Ein Beispiel dafür sind die *Fundulus*-Versuche Loebs: Na- und Zn-Salze lockern jedes für sich die Zellmembran und töten den Embryo; zusammenwirkend aber verdichten sie die Eimembran und sperren den Zutritt zum Embryo ab. Ähnliches gilt für Kolloidsysteme, wo Salze einzeln dispersitätsvermindernd wirken, während sie im Gemisch diese Fähigkeit mehr oder weniger einbüßen. Rubinstein nennt diese Gruppe „apolaren Antagonismus".

Die zweite Gruppe des Ionenantagonismus umfaßt die Fälle, wo beide Komponenten eine entgegengesetzte Wirkung ausüben: die K-Ionen fördern nach Ringer die Diastole, die Ca-Ionen die Systole (freilich ist das nur ein Pseudoantagonismus, s. o.); nach Osterhout erhöhen die Na-Salze die Permeabilität, während die Ca-Salze sie vermindern und im Gemisch bleibt sie unverändert. Ein Modell dieses polaren Ionenantagonismus sind Clowes' Versuche mit umkehrbaren Emulsionen.

Wenn wir mit diesen gesteigerten Anforderungen an die physiologischen Beispiele des Ionenantagonismus herantreten, so müssen wir zugeben, daß keineswegs in allen Fällen der Ionenantagonismus im kolloidchemischen Sinn erwiesen und übersehbar ist. Dafür einige Beispiele nach Rubinstein: z. B. in Loebs Salzeffekt wirkt eine geringe Na-Konzentration, der K-Lösung zugesetzt, giftig, eine höhere günstig; beide Lösungen einzeln sind giftig. Nach der Definition, daß „jedes Salz für sich eine Wirkung, beide zusammen die entgegengesetzte ausüben", müßte man also auf einen Antagonismus schließen, während sich die Salze in Wirklichkeit additiv verhalten. Ähnliches gilt für den polaren Antagonismus. Nach Loeb wird die Quellung des Na-Gelatinates durch m/32—m/64 NaCl unterdrückt, während bei kleinerer Konzentration das Gelatinat quillt. Von $CaCl_2$ oder einem anderen Salz mit zweiwertigem Kation genügen schon m/256—m/516 dazu. Mischt man zu einer NaCl-Lösung, in der das Gelatinat quellen würde, etwas Ca-Salz hinzu, so wird durch dessen entquellende Wirkung die Quellung vermindert oder aufgehoben. Dieses Beispiel verwendet Höber als Kolloidmodell des Antagonismus von Na- und Ca-Ionen. In Wirklichkeit aber sind beide, wie Rubinstein hervorhebt, typische Synergisten; Ca verhindert die Quellung, ebenso wie Na bei hinreichend starker Konzentration. Genau dieselbe Vorgehensweise liegt aber bei vielen biologischen Experimenten vor. Man beobachtet, welche Struktur- oder Funktionsänderungen eintreten, wenn das natürliche Lebensmilieu durch eine reine Salz- (meist NaCl-) Lösung ersetzt wird. Gelingt es durch den Zusatz eines zweiten Salzes, die Störungen rückgängig zu machen, so gilt der Antagonismus für erwiesen. In Wirklichkeit aber kann, wie Rubinstein richtig sagt, hier überhaupt nicht entschieden werden, ob Antagonismus oder Synergismus vorliegt; nur die Untersuchung des Antagonismus als symbater Ionenabhängigkeit, d. h. die quantitative Analyse, kann uns verraten, ob eine symbate oder antibate Ionenabhängigkeit, also Antagonismus oder Synergismus vorliegt.

Wie wenig der physiologische „Antagonismus", d. h. die bloße Feststellung der günstigen Wirkung des Gemisches gegenüber der ungünstigen der Komponenten, für das Bestehen eines echten kolloidalen Antagonismus, d. h. die gegenseitige Auf-

hebung der Wirkung der Komponenten etwas beweist, das zeigen vielleicht am besten die Untersuchungen von Spek (1928) an *Opalina*, die ihn zu der „Abdichtungstheorie" führten. Wirkt ein Salz, wenn es infolge einer ungenügenden abdichtenden Wirkung in das Zellinnere gelangt, für sich giftig, wirkt ein zweites Salz, gleichfalls allein angewendet, in derselben Weise, so könnte sich die abdichtende Wirkung der Ionen der Kombination beider so weit steigern, daß sie sich am Eindringen hindern und dadurch die Wirkung auf das Zellinnere entfällt. Die Wirkung der Salze mit ausgesprochenem Antagonismus ist, daß scheinbar nichts passiert; in Wirklichkeit aber wird eine beträchtliche Verminderung der Permeabilität verursacht. Die Aufhebung der Giftwirkung im Salzgemisch wäre also nicht durch eine gegenseitige Abschwächung der Wirkung der Komponenten verursacht, sondern vielmehr durch die Summierung der gleichsinnigen, aber bei jedem Komponenten ungenügenden Abdichtungswirkung. Das experimentum crucis der Entscheidung zwischen der Annahme eines echten Antagonismus und der Abdichtungstheorie ist die Fällungswirkung im Zellinneren: hat die Theorie der Fällungshemmung recht, so dürfen die Mischungen auch im Zellinnern nur eine beträchtlich geringere Fällung verursachen als die reinen Salzlösungen; nach der Abdichtungstheorie aber muß die Fällungswirkung des Gemisches im Inneren stärker sein als die der Komponenten. Spek zerschnitt nun Opalinen in den einzelnen Salzlösungen: in der $MgCl_2$-Lösung bleibt die Schnittfläche klar und keine Körnchen treten aus; die gröberen Einlagerungen des Plasmas sind also fest miteinander „verpappt", während freilich das Hyaloplasma austritt und die Tiere „verbluten"; ähnlich in der K-Lösung; in der $CaCl_2$-Lösung zerschnittene Opalinen lösen sich vollständig in einen Haufen abgelöster Zilien, tanzender Granula und eine Wolke von Mikronen auf — in jenem Salz also, in dem die Tiere bei intakter Membran die geringste Schädigung erfahren! Im Salzgemisch tritt eine starke Trübung ein, welche das Tier in kurzer Zeit tötet; das Gesamtbild der Plasmaveränderungen ist hier eine offensichtliche Kombination der agglutinierenden Wirkungen des KCl, NaCl und $MgCl_2$ und der dehydrierenden des $CaCl_2$. Wird aber dem Salzgemisch noch $NaHCO_3$ zugesetzt, so bildet sich eine neue Zellmembran und das Tier bleibt am Leben. Diese Befunde sprechen also für die Abdichtungstheorie und gegen die Annahme, daß die Wirkung der Antagonisten sich gegenseitig aufhebt.

In diesem Falle liegt also überhaupt kein wirklicher Antagonismus, weder ein apolarer, bei dem die Komponenten einzeln gleichartig wirken und ihre Wirkung im Gemisch gegenseitig unterdrücken, noch ein polarer von Ionen entgegengesetzter Wirksamkeit vor; ja wir können nicht einmal von Synergismus (wenigstens im Rubinsteinschen Sinn) reden, da die Wirkung des einen Ions nicht durch ein antibates Anwachsen eines andern ersetzt wird; sondern nur eine Addition durchaus spezifischer und untereinander nicht ersetzbarer Wirkungsweisen der einzelnen Ionen. Wenn nicht mehr, zeigen Speks Versuche jedenfalls, wie sehr vorsichtig man in der Beurteilung anscheinender Antagonismen sein muß, wie notwendig eine tiefdringende Analyse des Einzelfalles ist, wie kompliziert die Verhältnisse liegen und wie sehr man sich davor hüten muß, anscheinend parallele Erscheinungen an Kolloidmodellen allzu rasch als Erklärung der physiologischen Verhältnisse zu betrachten.

c) Kolloidmodelle des Ionenantagonismus

Günstiger für die Analyse des Phänomens als bei den schwer überschaubaren, physiologischen Erscheinungen liegt die Sachlage, wenn der Ionenantagonismus an einfachen, kolloidalen Systemen studiert wird.

Sowohl für den apolaren als auch den polaren Antagonismus lassen sich Analoga in Kolloidlösungen angeben. Während sich im allgemeinen bei der Elektrolytfällung von Kolloiden deren Wirkungen summieren, fanden zuerst Linder und Picton, daß

bei Fällung des Arsentrisulfids durch K- und Sr-Salze die Summe ihrer Wirkung kleiner ist, als zu erwarten wäre. Ausgesprochener ist diese Erscheinung bei hydrophilen Kolloiden. Das gilt z. B. für die Fällung eines Schwefelsols nach Freundlich und Scholz (1922): wenn man zwei ausfällende Ionen mischt, so wäre zu erwarten, daß von jedem weniger zu nehmen ist. Tatsächlich tritt bei den nach von Weimarn hergestellten, hydrophoben Schwefelsolen eine einfache Summierung der Fällungswirkungen ein; beim Odénschen, hydrophilen Schwefelsol aber hemmen verschiedenwertige Kationen einander, so daß man von KCl ein Vielfaches (bis 15000 %) des einfachen Fällungswertes nehmen muß. Ähnliche Erscheinungen gibt es auch bei Biokolloiden: Neuschlosz (1920) beurteilte die Koagulation von Lezithinsolen nach ihrem Einfluß auf die Oberflächenspannung: das Lezithinsol hat eine viel niedrigere Oberflächenspannung als reines Wasser; eine Koagulation ist von einer Erhöhung der Oberflächenspannung begleitet. Reine Salzlösungen bringen eine bedeutende Erhöhung der letzteren hervor; in Salzgemischen wird diese Wirkung der einzelnen Salze mehr oder weniger aufgehoben, am besten bei einer Proportion von 20 Na zu 1 Ca; die Dispersität nähert sich dann wieder der in reinem Wasser. Im Lezithinsol besteht auch ein deutlicher Antagonismus zwischen Ionen gleicher Valenz, Na und K, Ca und Mg. Eine noch bessere, fast völlige Ausgleichung der fällenden Salzwirkung tritt aber im ternären Gemisch, das pro 100 NaCl etwa 2 KCl und 2 $CaCl_2$ enthält, ein, also in der gewöhnlichen, physiologisch äquilibrierten Salzlösung. Das ist eine höchst bemerkenswerte Annäherung an die biologischen Verhältnisse. Rona und Deutsch fanden den Na-Ca-Antagonismus bei Lezithinsolen bestätigt, während sie auf hydrophobe Cholesterinsuspensionen stets synergistisch wirken. Dieser Befund (ebenso wie der an den Schwefelsolen) ist besonders wichtig, indem er die Beziehung zwischen Hydrophilie und Ionenantagonismus deutlich ahnen läßt. Auch bei Eiweißkörpern läßt sich der Ionenantagonismus feststellen. Höber und Schürmayer (1926) untersuchten die Dispersitätsänderungen von Serumalbumin und Paraglobulin im Ultramikroskop; Zusatz einzelner Salze bedingt beträchtliche Vermehrung der Ultramikronen, während im binären Gemisch von Alkali- und Erdalkalisalzen die Vermehrung der Teilchen auf ein Minimum sinkt. Hier wurde also der Ionenantagonismus, der in diesen Fällen in physiologischen Grenzen liegende Schwankungen der Dispersität beeinflußt, direkter ultramikroskopischer Beobachtung zugänglich.

In diesen Fällen wirkt jeder Antagonist im gleichen Sinn wie der andere. Der polare Antagonismus der einwertigen Kationen kann mit den Hofmeisterschen Reihen in Parallele gebracht werden, so daß eine durch Li herbeigeführte Quellung durch Cs, Rb, K und eine durch K herbeigeführte Entquellung durch Li und Cs kompensiert werden kann. Dadurch wird, wie Höber meint, bereits ein großer Teil der Beobachtungen an Spermatozoen, Seeigel- und *Fundulus*-Eiern geklärt. Eine entgegengesetzte Wirkung der Antagonisten liegt z. B. auch vor bei der Wirkung von Natronlauge und $CaCl_2$ auf Öl-Wasser-Emulsionen (Clowes), von denen die erstere die O/W-Emulsion (Öl als disperse Phase), die letztere die W/O-Emulsion (Wasser als disperse Phase) begünstigt. Seifriz (1923) dehnte diese Untersuchungen auf Eiweißkörper und Lipoide aus. Die Durchlässigkeit der Emulsionsschicht für wasserlösliche Stoffe besteht nur solange, als eine kontinuierliche Wasserphase besteht, und verschwindet, sobald das Wasser in Öl dispergiert ist. Wenn also die Emulsion eine zähflüssige Membran bildet, so wird ihre Permeabilität für wasserlösliche Stoffe durch Alkalisalze (welche das System O/W begünstigen) erhöht, durch Salze mit mehrwertigem Kation vermindert bis aufgehoben. Mit Clowes darf man hier eine tiefgreifende Analogie, vielleicht eine Erklärungsmöglichkeit der Wirkungen der Antagonisten auf die Zellpermeabilität erblicken — um so mehr, als die Plasmahaut nach der Mosaiktheorie Nathansohns wahrscheinlich aus hydrophilen (Eiweißkörpern) und hydrophoben (Lipoide) Bestandteilen zusammengesetzt ist.

d) Zur Theorie des Ionenantagonismus

Angesichts der oben ausgeführten Komplikation des Phänomens des physiologischen Ionenantagonismus scheint es sehr schwierig, von ihm aus zur Aufhellung der dabei beteiligten, physiko-chemischen Faktoren und damit zu einer physikalischen Theorie der Erscheinung zu gelangen. Viel geeigneter für diesen Zweck sind die leichter durchschaubaren Antagonismen in einfachen Kolloidsystemen, deren Erforschung aber auch erst in den Anfängen steht. Mit dieser Einschränkung seien hier kurz die in den Antagonismen hauptsächlich sich geltend machenden, physiko-chemischen Faktoren angeführt.

Zunächst treffen wir hier das Moment der Wertigkeit: in Loebs Versuchen mit *Fundulus*-Eiern, ebenso in denjenigen über Erregbarkeit ist zunächst ein Antagonismus der zwei- gegenüber den einwertigen Ionen gegeben. Aber schon beim erwachsenen *Fundulus* tritt eine gegenseitige Entgiftung der einwertigen Ionen Na und K zutage. Ein ähnlicher Antagonismus zwischen Na und K ist ferner nachgewiesen beim *Gammarus* (Wo. Ostwald), beim Längenwachstum der Weizenwurzeln (Osterhout), bei der Hämolyse von Rinderblutkörperchen (Neuschlosz), bei den Spermatozoen vom Frosch (Gellhorn), wo nicht nur ein K-Na-Antagonismus, sondern auch eine Abschwächung der K-Wirkung durch Li und Cs gefunden wurde. Auch bei Rubinsteins Versuchen wird die durch K hervorgerufene Muskellähmung sowohl durch das zweiwertige Ca und Mg, wie auch durch das einwertige Na beseitigt. Andererseits zeigt die Mg-Narkose (Meltzer und Auer) einen Antagonismus der zweiwertigen Kationen. Ähnliches gilt für die Aufhebung der Mg-Giftigkeit durch Ca bei Keimwurzeln (Böhm, Hansteen-Cranner), bei *Spirogyra* (Loers). „Unterschiede in der Wertigkeit der Kationen stellen also weder eine notwendige Voraussetzung, noch eine genügende Bedingung für das Bestehen des Ionenantagonismus dar" (Rubinstein).

Als ein zweites, wichtiges Moment erscheint der elektrolytische Lösungsdruck. Die wichtigsten, physiologischen Antagonisten (Alkali- und Erdalkalimetalle) haben den größten elektrolytischen Lösungsdruck, daher das größte Bestreben, in Lösung zu gehen, während Schwermetalle, besonders die Edelmetalle, als Antagonisten wenig geeignet sind. Genauer läßt sich aber die Beziehung zwischen Antagonismus und Lösungsdruck gleichfalls nicht durchführen.

Ein weiteres wichtiges Moment im Ionenantagonismus ist der Ladungssinn der Ionen. Alle bisher angegebenen Ergebnisse zeigen einen Kationenantagonismus; in den Versuchen von Loeb und Wasteneys erscheint das mit dem antagonistischen K- resp. Na-Ion verbundene Anion bedeutungslos; KCl und K_2SO_4, Na Cl und Na_2SO_4 hatten dieselbe Wirkung. Hier erscheint also keinerlei Antagonismus zwischen Anionen und Kationen. Wohl aber hat Gellhorn einen Anionenantagonismus bei Spermatozoen (besonders zwischen den an den Enden der Quellungsreihe stehenden Jodiden und Sulfaten) gefunden. Die Erklärung der physiologischen Präponderanz der Kationen ist naheliegend: nach Hardy haben bei Elektrolytwirkungen die Ionen ausschlaggebende Bedeutung, welche eine der des Kolloids entgegengesetzte Ladung tragen. Der isoelektrische Punkt der meisten organischen Ampholyte liegt mehr oder weniger stark bei saurer Reaktion, die physiologische Reaktion ungefähr beim Neutralpunkt; da also die organischen Kolloide unter diesen Bedingungen negative Ladung tragen, so erscheinen die Kationen als die wichtigeren für ihre Beeinflussung. Besonders überzeugend sind hier die Ergebnisse von Höber und Schürmeyer (1926), welche den Einfluß von Salzlösungen auf die Dispersitätsverhältnisse von Eiweißlösungen ultramikroskopisch untersuchten: ein Kationenantagonismus zeigt sich nur auf der

alkalischen Seite des isoelektrischen Punktes der Eiweißkörper; hingegen wurde auf der sauren Seite bei Hämoglobinlösungen ein Anionenantagonismus gefunden. Bei der Fermentwirkung fanden Höber und Schürmeyer (1926) Ionenantagonismus nur auf der alkalischen, nicht auf der sauren Seite, was sie dadurch erklären, daß sich auf der letzteren der Komplex Ferment-Kolloid nicht zu bilden vermag.

Ganz vereinzelt sind die Angaben über einen Antagonismus von Ionen entgegengesetzter Ladung. Nach Kaho (1926) wirken bei der Pflanzenzelle die Kationen koagulierend nach der Reihe: $K < Na < Li < Mg < Ba < Ca$, die Anionen peptisierend nach $J > Br > NO_3 > Cl >$ Tartrat $> SO_4$, Zitrat; das Eindringungsvermögen jedes Salzes stellt die algebraische Summe der entgegengesetzten kolloidchemischen Tendenzen seiner Ionen dar.

Mit der elektrischen Ladung hat wohl auch der eigenartige Antagonismus zwischen Säuren und Salzen zu tun: in verdünnter Lösung von Salpetersäure, welche die ausgewachsenen Tiere in weniger als einer Stunde tötet, blieben Loebs Funduli tagelang am Leben, wenn man NaCl oder $CaCl_2$ hinzufügt; Ähnliches gilt auch für Infusorien (Collett) und *Fundulus*-Eier (Loeb).

Schließlich scheint beim Ionenantagonismus noch die spezifisch chemische Natur eine Rolle zu spielen. Darauf weist die spezifische Wirkung des Ca hin, das nur durch wenige verwandte Elemente oder gar nicht ersetzt werden kann. Darauf mag auch der Umstand hindeuten, daß beim physiologischen Antagonismus das Na, und nur in ganz wenigen Fällen (Spermatozoen, Gellhorn) das in der lyotropen Reihe noch weiter abstehende Li als Antagonist des K auftritt. Alle die genannten Momente und noch verschiedene andere haben zur Grundlage von Theorien des Ionenantagonismus gedient, über die freilich Rubinstein das Urteil fällt: „Zahlreiche, zumeist wenig begründete und sich gegenseitig ausschließende Erklärungsversuche, die von einzelnen Forschern vertreten werden, können einstweilen nur als Arbeitshypothesen gelten." Hinsichtlich des physiologischen Ionenantagonismus wird man zunächst einmal vollständig wissen müssen, was eigentlich in den physiologischen Verhältnissen vorgeht, ehe man eine physiko-chemische Theorie darauf anwendet — eine Klärung, von der wir, wie erwähnt, in vielen Fällen noch weit entfernt sind.

9. Osmose

Wenn eine Salzlösung von reinem Wasser durch eine semipermeable Wand getrennt ist, d. h. durch eine Wand, welche zwar für das Wasser, nicht aber für die Salzteilchen durchlässig ist, so beobachtet man, daß das Wasser mit einer gewissen Kraft durch die semipermeable Wand gesaugt wird, so daß also das Volumen sich auf der Seite der Salzlösung vergrößert. Eine solche Wand bilden z. B. die Traubeschen künstlichen Zellen: wenn man mit einer Pipette einen Tropfen starker Kupfersulfatlösung langsam auf der Oberfläche einer verdünnten Lösung von Ferrozyankalium ausfließen läßt, so umgibt sie sich mit einer Niederschlagsmembran aus Ferrozyankupfer, die für das Salz undurchlässig, für Wasser dagegen durchlässig ist; wir sehen also die Blase sich durch Wassereintritt immer mehr vergrößern. Bei dieser Versuchsanordnung ist es jedoch nicht möglich, die Kraft, mit welcher das Wasser von der Salzlösung angesogen wird, den sog. osmotischen Druck derselben, zu messen. Das letztere erreichte Pfeffer, indem er die semipermeable Ferrozyankupfer-Niederschlagsmembran in den Poren einer Tonzelle erzeugte; wird dieser Zylinder mit der zu untersuchenden Lösung gefüllt und in reines Wasser gestellt,

so läßt sich der osmotische Druck der Lösung durch ein aufgesetztes Steigrohr als Wasser- oder durch ein angeschlossenes Barometer als Quecksilberdruck messen.

Nach der VAN T'HOFFschen Theorie der Lösungen entspricht der osmotische Druck einer Lösung dem Drucke, welche die gelöste Substanz bei gleicher Molekularbeschaffenheit als Gas oder Dampf im gleichen Volumen und bei gleicher Temperatur ausüben würde. Nach der AVOGADROschen Regel verhalten sich die Massen von Gasen, die bei gleicher Temperatur und gleichem Druck das gleiche Volum einnehmen, so wie ihre Molekulargewichte; nimmt man von den verschiedensten Gasen Mengen, die ihrem in Gramm ausgedrückten Molekulargewicht entsprechen (Grammoleküle oder Mole) und hält sie bei 0° und einem Druck von 760 mm Quecksilber, so nehmen sie alle den gleichen Raum von 22,42 Litern ein. Aus dem VAN'T HOFFschen Gesetz folgt: lösen wir von verschiedenen Stoffen in je 22,4 Liter Wasser bei 0° je ein Mol, so müssen alle diese äquimolaren Lösungen einen Druck von einer Atmosphäre besitzen. Stellen wir Lösungen von molarer Konzentration her, lösen wir also je ein Mol in 1 Liter Wasser, so muß umgekehrt der osmotische Druck aller dieser Lösungen 22,4 Atmosphären betragen. Und nehmen wir endlich Lösungen von gleichem osmotischem Druck, isotonische Lösungen, so müssen sich die Mengen der aufgelösten Stoffe wie ihre Molekulargewichte verhalten.

Abweichungen vom VAN'T HOFFschen Gesetz sind vor allem gegeben bei den Elektrolyten, die höhere osmotische Drucke ergeben als sie nach ihrem Molekulargewicht haben sollten; deshalb, weil ein großer Teil ihrer Moleküle in Ionen dissoziiert ist. Wenn man also zwei isotonische Lösungen, die eine von einem Anelektrolyten mit bekanntem Molekulargewicht, die andere von einem Elektrolyten vergleicht und das Molekulargewicht des letzteren auf Grund des Gesetzes von VAN'T HOFF bestimmen will, so wird man ein zu niedriges Molekulargewicht erhalten, da der osmotische Druck des Elektrolyten größer ist, als er nach dem Molekulargewicht sein sollte. Die Zahl, die angibt, um wievielmal der osmotische Druck einer Elektrolytlösung infolge der Dissoziation größer ist, als ihrem Molekulargewicht entspricht, ist der VAN'T HOFFsche Faktor. Bei (nichtmolekulardispersen) Kolloiden ist umgekehrt der osmotische Druck geringer als nach der Theorie der Lösungen zu erwarten ist, da die Kolloidteilchen größer als die Moleküle in echter Lösung sind und darum ihre Zahl entsprechend geringer.

An die Stelle des geringen osmotischen Druckes tritt bei den hydrophilen Kolloiden der starke Quellungsdruck, der sich thermodynamisch ähnlich verhält wie der osmotische, so daß bei niedrigem Quellungsgrad ebenso wie in einer konzentrierten Salzlösung der Gefrierpunkt herabgesetzt ist; über die Beeinflussung der Quellung durch Elektrolyte wurde bereits gehandelt.

Wir finden einen Parallelismus zwischen osmotischem Druck und der Erniedrigung der Gefriertemperatur, woraus sich die zweite, kryoskopische Methode der Bestimmung des ersteren (Messung des Gefrierpunktes mit dem $^1/_{100}{}^0$ zeigenden BECKMANN-Thermometer) ergibt. Da 0,001° Gefrierpunktserniedrigung ($\triangle$) einem Quecksilberdruck von 9,2 mm entspricht, sind freilich (ebenso auch aus anderen Gründen) die Fehlerquellen dieser Methode groß, so daß die kryoskopisch gewonnenen Werte des osmotischen Druckes von Preßsäften aus tierischen und pflanzlichen Organismen (vgl. WALTER, 1928) mit Vorsicht zu gebrauchen sind.

Ein drittes Mittel zur Bestimmung des osmotischen Druckes bildet die Plasmolyse. Pflanzliche Zellen bestehen im allgemeinen aus einer Zellulosemembran, dem Protoplasten, der der Membran schlauchartig an-

liegt, und der seinerseits den Zellsaftraum umschließt. Der Protoplast bildet im Leben annähernd eine semipermeable Membran; der Druck der im Zellsaft gelösten Stoffe überwiegt den Außendruck und preßt das Protoplasma der Zellulosehaut an. Taucht man jedoch eine lebende Zelle in eine starke Zucker- oder Salzlösung, so hat die Umgebung eine stärkere Konzentration als der Zellsaft und das Protoplasma löst sich von der Zellwand ab. Der Anfang der Plasmolyse zeigt also an, daß der osmotische Druck der Außenlösung eben denjenigen der Innenlösung übersteigt und wir vermögen auf diese Weise den in der Zelle bestehenden Druck festzustellen. An Stelle der Grenzplasmolyse läßt sich HÖFLERS plasmometrische Methode anwenden, indem mit einer kräftig hypertonischen Lösung plasmolysiert und aus der Verkleinerung des Plasmavolumens die isotonische Konzentration errechnet wird.

Wie nach der Theorie der Lösungen zu erwarten, zeigt sich, daß die plasmolytischen Grenzlösungen äquimolar sind. Man kann also, wenn die Konzentration für eine Grenzlösung bekannt ist, die Konzentration der anderen berechnen und umgekehrt das unbekannte Molekulargewicht eines Stoffes aus der prozentualen Konzentration seiner plasmolytischen Grenzlösung und der molaren einer zweiten Grenzlösung mit bekanntem Molekulargewicht. Auch bei der Plasmolyse macht sich der gegenüber dem nach der molaren Konzentration zu erwartenden zu hohe, osmotische Druck der Elektrolytlösungen geltend. Die aus dem Molekulargewicht entsprechend einer grenzplasmolytischen Nichtleiterlösung errechnete Konzentration erweist sich als stark hypertonisch und man muß ihren Wert durch eine bestimmte Zahl, den isotonischen Koeffizienten von DE VRIES, dividieren, um die tatsächlich der Nichtleiterlösung isotonische Konzentration zu erhalten. Der isotonische Koeffizient erweist sich als von derselben Größe wie der VAN'T HOFFsche Faktor.

Bei tierischen Zellen ist die Plasmolysemethode meist nicht anwendbar, weil eine Membran nach Art der Zellulosehaut der Pflanze, deren Loslösung vom Protoplasten beobachtet werden könnte, meist fehlt. Hier hilft eine vierte Methode weiter, nämlich die Beobachtung des Hämoglobinaustrittes aus Blutkörperchen bei schwacher Hypotonie, bei der wiederum die von der Theorie der Lösungen geforderte Isotonie der grenzhämolytischen Lösungen aufscheint. Exakter ist die Bestimmung mit dem Hämatokriten: ein bestimmtes Quantum Blut wird in einer graduierten Kapillare zentrifugiert und die Höhe der sich absetzenden Blutkörperchensäule gemessen; ebenso gleiche Mengen mit verschiedenen Konzentrationen von Kochsalzlösungen versetzten Blutes. Jene Lösung, welche eine Blutkörperchensäule von gleicher Höhe wie das unverdünnte Blut liefert, wo also weder eine Verkleinerung noch eine Vergrößerung des Volumens der Blutkörperchen eintritt, ist dem Inhalt derselben isotonisch. Auf diese Weise kann man feststellen, daß die Blutkörperchen aller Säugetiere, wenngleich sie wegen ihrer verschiedenen „Osmoresistenz" verschiedene Werte für die Grenzhämolyse liefern, bei der Konzentration von 0,9—1 % Kochsalzlösung das gleiche Volumen wie im unvermischten Blut haben, während es in schwächeren Lösungen größer, in stärkeren kleiner ist; diese Konzentration ist also dem Blutkörpercheninhalt isotonisch, wie sie auch dem Blutserum der Säuger isotonisch ist.

In gewöhnlichen Pflanzenzellen beträgt der osmotische Druck etwa 5—20 Atmosphären; weit niedrigere Werte liegen bei Sukkulenten vor (*Aloe arborescens* 1,7 Atmosphären), während die Palissadenzellen von *Urtica* und *Helleborus* Werte von 75—82 Atmosphären aufweisen, die oberirdischen Teile von Wüsten- und Salzpflanzen bis 100 Atmosphären; bei

auf konzentrierten Salz- und Zuckerlösungen gewachsenen Schimmelpilzkulturen wurden Drucke bis 157 Atmosphären gemessen. Es läßt sich anscheinend keine eindeutige Beziehung zwischen dem Standort der Pflanze und ihren osmotischen Werten aufweisen: Blagoveschenski (1926) bestimmte den osmotischen Druck von 200 Gebirgspflanzen Mittelasiens und fand bei Pflanzen feuchter Talwiesen den bekannten Mittelwert von 15 Atmosphären; auf extrem trockenem Boden finden sich neben sehr hohen auch mittlere und vor allem ganz niedrige Werte; der osmotische Druck scheint wie andere Eigentümlichkeiten des Chemismus in erster Linie ein Konstitutionsmerkmal zu sein.

Der osmotische zusammen mit dem Quellungsdruck der Zellkolloide ist verantwortlich für den pflanzlichen Turgor. Bei der Wichtigkeit der Aufrechterhaltung des Zellturgors ist es begreiflich, daß die Pflanze dazu Turgorregulationen aufwenden muß. Wie weitgehend die Pflanze Veränderungen des Außenmilieus zu ertragen vermag, zeigen die schon erwähnten Schimmelpilze, die noch in 50proz. Zucker- oder 15proz. Kochsalzlösung zu wachsen vermögen, ohne der Plasmolyse zu verfallen; umgekehrt zeigen marine Algen im Süßwasser trotz der Hypotonie des Mediums kein Platzen. Die Erhaltung des osmotischen Druckes leistet die Pflanze durch eine Stoffwechselregulation, indem der osmotische Innendruck bei hypotonischem Medium durch Verminderung der osmotisch wirksamen Substanz (z. B. durch Ausfallen von Kristallen von oxalsaurem Kalzium unter Verringerung des Oxalsäuregehaltes) verkleinert (Katatonose), bei hypertonischem Medium hingegen durch Produktion von gelöster Substanz (z. B. Umwandlung von Stärke in Oxalsäure, Anatonose) vergrößert wird. Auf die Bedeutung der Anatonose als Fehlerquelle bei diosmotischen Experimenten zur Feststellung der Permeabilität hat Iljin (1922) hingewiesen.

Bei den Wassertieren lassen sich hinsichtlich des osmotischen Druckes zwei Gruppen unterscheiden (ausführliche Zusammenstellung bei Höber, 1926). Die Körperflüssigkeiten wirbelloser Meerestiere (Coelenteraten, Echinodermen, Würmer, Crustaceen, Cephalopoden) zeigen etwa $\triangle = 2{,}3^0$, was 28 Atmosphären Druck entspricht — dem osmotischen Druck des Meerwassers ($\triangle$ gleichfalls $2{,}3^0$), sie sind also isotonisch gegenüber dem Medium. Das gilt auch noch für die Selachier; das Blut der Ganoiden und Teleostier ist aber nur noch ein Drittel so konzentriert ($\triangle = 0{,}74$—$1{,}04^0$) und bei Reptilien ($\triangle = 0{,}6^0$) und Meeressäugetieren ($\triangle = 0{,}65$—$0{,}7^0$) gelangen wir fast zu denselben Werten, die wir bei den auf dem Lande lebenden Tieren finden.

Ähnlich also, wie stammesgeschichtlich bei den höheren Tieren temperaturregulatorische Einrichtungen auftreten, entstehen auch osmoregulatorische Einrichtungen, welche die Organismen allmählich auch in dieser Hinsicht von den wechselnden Einflüssen der Umgebung unabhängig machen. Dabei bilden die Teleostier eine interessante Übergangsstufe, indem einerseits eine gewisse Konstanz erreicht, andererseits aber die regulatorischen Einrichtungen noch nicht vollkommen genug sind, um das Tier vom osmotischen Druck des Mediums völlig unabhängig zu machen.

Z. B. stieg die Gefrierpunktserniedrigung von *Pleuronectes platessa* an verschiedenen Fundorten um 20 %, während die des Meerwassers um 74 % stieg (DAKIN); *Fundulus heteroclitus*, aus dem gewöhnlichen in stark verdünntes Meerwasser übertragen, reagiert zuerst stark auf die Veränderung des Außenmediums, aber nach 8 Tagen hat sich der Unterschied wieder ausgeglichen (LOEB und WASTENEYS). Wie in homöo- und poikilotherme kann man die Tiere also auch in homöo- und poikilosmotische (HÖBER) unterscheiden[1]).

Allerdings kommen auch schon höheren Wirbellosen osmoregulatorische Einrichtungen zu: das Salzkrebschen *Artemia salina* findet sich in salzhaltigen Gewässern mit einem osmotischen Druck von 14—150 Atmosphären und doch bleibt der osmotische Druck der Hämolymphe (entsprechend einer 1,2proz. NaCl-Lösung) annähernd konstant (MEDWEDEWA, 1927). Auch anderen marinen Wirbellosen (*Carcinus*, *Nereis*) kommt Osmoregulation zu (SCHLIEPER, 1927).

In der entgegengesetzten Richtung wie bei den See- ist die Homöosmie bei den Süßwasserorganismen ausgebildet, welche höhere Drucke als ihr Medium (mit etwa $\triangle = 0{,}02$—$0{,}04^0$) aufweisen, von Wirbellosen (z. B. *Anodonta* mit $\triangle = 0{,}20^0$) aufsteigend bis zu hohen Werten bei Krebsen (z. B. *Astacus* $\triangle = 0{,}8^0$), Insekten (z. B. Libellenlarven $\triangle = 0{,}6^0$) und Wirbeltieren (z. B. *Salmo* $\triangle = 0{,}62^0$, *Rana esculenta* $0{,}40^0$).

Der osmotische Druck des Blutes der Säugetiere einschließlich des Menschen endlich ist eine Konstante und beträgt bei normaler Körpertemperatur etwa 8 Atmosphären ($\triangle$ etwa $0{,}56$—$0{,}58^0$), entsprechend ungefähr der einprozentigen, sog. „physiologischen" Kochsalzlösung. Auch die meisten übrigen Körpersäfte zeigen ähnliche Drucke. Der osmotische Druck des Blutes wird trotz Nahrungsaufnahme (durch die sehr verschiedene Molenmengen eingeführt werden) ziemlich konstant erhalten, auch z. B. beim Durst auf Kosten der übrigen Gewebe, die rapid an Wasser verlieren. Die Aufrechterhaltung des osmotischen Druckes erfolgt hier durch komplizierte Regulationsvorgänge, deren Resultat in erster Linie die Produktion von Harn niederen oder hohen osmotischen Druckes durch die Nieren ist.

10. Das Permeabilitätsproblem

a) Vorbemerkungen

Wir sind in den Betrachtungen über die Osmose von der Voraussetzung ausgegangen, daß die Plasmamembran ganz und gar die Eigenschaften der Semipermeabilität aufweise, also für Wasser nach beiden Seiten durchlässig, für gelöste Stoffe undurchlässig sei. Tatsächlich finden wir, daß der Zellinhalt hinsichtlich seines Salzgehaltes anders zusammengesetzt ist als das Medium; pflanzliche Zellen lassen ihre Farbstoffe während des Lebens nicht, sondern erst im Tode austreten, umgekehrt nehmen Zellen Farbstoffe aus der Umgebung nicht auf, wenn sie durch konzentrierte Außenlösungen plasmolysiert werden; all das zeigt, daß der Protoplast ein Diffusionshindernis für die aus- und eindringenden Stoffe darstellt, was

[1]) Sammelreferat über die Osmoregulation wasserlebender Tiere: SCHLIEPER, 1930.

unbedingt notwendig ist, damit die Zelle ihre spezifische Zusammensetzung bewahren kann und nicht hilflos den Schwankungen in der Zusammensetzung des Mediums ausgeliefert ist. Andererseits aber darf dies Diffusionshindernis nicht absolut sein, da die Zelle als ein stoffwechselndes Wesen überhaupt nicht existieren könnte, wenn sie von der Außenwelt völlig abgeriegelt wäre.

Die Physiologie hat eine große Anzahl von Methoden zur Erforschung der Permeabilität ausgearbeitet. Schon KLEBS und DE VRIES erkannten, daß manche Stoffe in hypertonischer Lösung unfähig sind, die Pflanzenzelle zu plasmolysieren — deshalb, weil sie in die Zelle eindringen und so nicht die Exosmose von Wasser aus ihr bewirken können. Geringere Permeabilität macht sich dadurch geltend, daß die zuerst eingetretene Plasmolyse allmählich von einem Rückgang derselben, von Deplasmolyse gefolgt ist, indem durch das Eindringen der Stoffe der Konzentrationsunterschied zwischen Außen- und Innenlösung sich ausgleicht. Indirekte Methoden der Permeabilitätsforschung sind die Feststellung des Permeabilitätsfaktors (LEPESCHKIN), die Berechnung aus der Deplasmolyse (FITTING), aus der Deplasmolyse bei plasmometrischer Bestimmung (HÖFLER), die Berechnung der Turgoränderung von schmalen Streifen hohler Pflanzenstengel (S. C. BROOKS), für tierische Zellen die Wiedervergrößerung der Blutkörperchensäule im Hämatokriten bei permeierenden Lösungen, endlich elektrische Leitfähigkeitsmessungen. Direkte Methoden der Permeabilitätsbestimmung sind die chemische Analyse des Zellsaftes selbst oder auch der Außenlösung, bei der im Falle der Permeabilität ein Rückgang der Konzentration zu konstatieren ist, die Verwendung von Vitalfarbstoffen u.s.f.

Ehe wir uns den Permeabilitätstheorien zuwenden, ist noch die Beantwortung der Frage nachzuholen, wo der Widerstand des Protoplasmas gegenüber dem Eindringen gelöster Salze zu suchen sei. Farbstoffe diffundieren oft durch die Zellulosemembran der Pflanzenzelle leicht, machen aber an der Protoplasmaoberfläche Halt: daraus geht hervor, daß der Plasmahaut[1]) der Charakter der Semipermeabilität zukommt, die sich beim Tode so verändert, daß Zellsaftbestandteile heraus- und Farbstoffe hineindiffundieren können. Allerdings, direkt mikroskopisch sichtbar ist die Plasmahaut nicht; doch darf heute wohl die einst viel umstrittene Existenz derselben als gesichert gelten. Der Hauptbeweis besteht in den neueren Mikrodissektionsexperimenten (CHAMBERS, SPEK): werden z. B. Zellen in Salzlösungen zerschnitten, so daß die Salze direkt auf das Protoplasma einwirken können, so erfolgt die Zerstörung der Zellen, während bei Einwirkung von außen, also auf die Plasmahaut, diese Salzlösungen unschädlich sind (vgl. oben S. 156). Die Plasmahaut ist nicht als ein stabiles Gebilde, sondern als ein wandelbarer Teil des Protoplasmas aufzufassen, der als Oberflächenhaut nach dem GIBBSschen Theorem eigenartige Eigenschaften besitzt; so können auch durch Plasmolyse oder Schnitt abgetrennte Proto-

[1]) Die Plasmahaut ist nicht zu verwechseln mit der Zellulosemembran der Pflanzenzellen.

plasmastücke sich mit einer neuen Plasmahaut umgeben (Pfeffer). Auf Grund von elektrischen Leitfähigkeitsmessungen berechnete McClendon (1927) die Dicke der Plasmamembran von Blutzellen mit ca. $3{,}10^{-7}$ mm, was ungefähr der Ausdehnung von 20—30 Kohlenstoffatomen entspricht; für den Widerstand ergibt sich der enorme Betrag von 300000 Ohm. Es ist darum wohl begreiflich, daß die Membran sich der mikroskopischen Sichtbarkeit entzieht.

Es kann im folgenden nicht unsere Aufgabe sein, Methoden und Ergebnisse der Permeabilitätsforschung im einzelnen zu referieren (vgl. die im Literaturverzeichnis angegebenen Darstellungen). Wir werden vielmehr so vorgehen, daß wir an Hand der Besprechung der Theorien die hauptsächlichen Tatsachen heranziehen. Als das allgemeinste Ergebnis der Permeabilitätsforschung darf wohl angegeben werden, daß die Permeabilität ein äußerst komplexes Phänomen darstellt. Die Permeabilitätsverhältnisse sind verschieden sowohl bei verschiedenen Zellen des gleichen Organismus (vgl. z. B. Höfler und Stiegler, 1930), wie auch bei homologen Zellen verschiedener Organismen; sie sind bei einer Zelle verschieden gegenüber verschiedenartigen Stoffen, und sie sind endlich verschieden in verschiedenen Zuständen derselben Zelle. Aus diesem Grunde läßt sich die Permeabilität sicher nicht nach einem einzigen Erklärungsschema beurteilen und die richtigste Einstellung zu den verschiedenen Theorien dürfte sein, sie nicht als einander ausschließende Alternativen, sondern eher als Teilaspekte des verwickelten Phänomens zu betrachten.

b) Die Lipoidtheorie

Overton stellte auf Grund zahlreicher Plasmolyseversuche als Regel für die Permeabilität auf, daß rasch in die Zelle eindringen: einwertige Alkohole, Aldehyde, Ketone, halogene Wasserstoffe, neutrale Ester der organischen und anorganischen Säuren, viele schwache organische Basen und Säuren. Langsamer diosmieren: die zweiwertigen Alkohole, die Amide der einwertigen Säuren, noch langsamer der dreiwertige Alkohol Glyzerin und die zwei Aminogruppen führenden Harnstoff und Thioharnstoff, sehr langsam der vierwertige Alkohol Erythrit, und dann folgen: die sechswertigen Alkohole, die Hexosen und Aminosäuren. Viele neuere Versuche (Fitting, Höfler) zeigen allerdings die Zucker- und Harnstoffpermeabilität der Pflanzenzellen.

Auf Grund dieser Regeln nahm Overton an, daß „die Grenzschichten des Protoplasmas von einer fettartigen Substanz, u. zw. speziell von einem Gemisch Lezithin-Cholesterin imprägniert sind, und daß das schnellere oder langsamere Eindringen der einzelnen Verbindungen in die Zelle von ihrer Löslichkeit in diesem Lezithin-Cholesterin-Gemisch oder vielmehr von ihrem Teilungskoeffizienten zwischen Wasser und diesem Gemisch abhängig ist." Argumente für die Lipoidtheorie ergeben sich z. B. aus der Hämolyse: die sich durch Hämoglobinaustritt manifestierende, hämolytische Wirkung von Äthylalkohol, Essigester, Äther und sonstigen leicht permeierenden und öllöslichen Substanzen ist um so größer, je größer ihre Lipoidlöslichkeit.

Man kann annehmen, daß die hämolysierenden Stoffe die Plasmahaut auflockern und für den Zellinhalt diffusibel machen. Künstliche Parthenogenese kann um so eher angeregt werden, je lipoidlöslicher die angewendeten Stoffe sind, indem diese zur Bildung einer Befruchtungsmembran führen. Auch hinsichtlich basischer und saurer Farbstoffe läßt sich ein allerdings mit vielen Ausnahmen behafteter Parallelismus zwischen Eindringungsvermögen und Lipoidlöslichkeit konstruieren.

Ein Teil der Ausnahmen wird durch die Modifikation der Lipoidtheorie von Nirenstein beseitigt, indem zur Prüfung der Lipoidlöslichkeit nicht ein Gemisch von Lezithin und Cholesterin, sondern ein solches von einem Öl, Ölsäure und einer Base (Diamylamin) verwendet wird, das in der Tat hinsichtlich seiner Färbbarkeit ein weitgehendes Abbild des Paramäzienleibes darstellt. Freilich ist nach Kreb und Nachmansohn (1927) der Parallelismus zwischen dem Vitalfärbungsvermögen einer Reihe von Farbstoffen bei *Paramäcium* und deren Adsorbierbarkeit an Kaolin noch weitgehender als der von Nirenstein angegebene für das Ölgemisch, woraus diese Autoren folgern, daß die Nirensteinsche Lipoidtheorie zu verlassen ist; aus der Tatsache, daß so verschiedenartige Stoffe wie Kaolin, das Nirensteinsche Gemisch und das *Paramäcium*-Protoplasma Farbstoffe in ähnlicher Reihenfolge aufnehmen, folge, daß bei der Vitalfärbung eine unspezifische Adsorption die Hauptrolle spielt. Als Ausnahme der Lipoidtheorie der Vitalfärbung bleiben auch nach der Nirensteinschen Modifikation einerseits hochkolloidale, basische Farbstoffe, bei deren Nichtaufnahme das Ultrafilterprinzip in Betracht kommt, andererseits viele lipoidunlösliche Säurefarbstoffe, deren Aufnahme anscheinend auf einer „physiologischen" Permeabilität beruht. Gellhorn (1928) hat neuerdings unter Verwendung des Bauchmuskels und der Haut des Frosches als Dialysiermembran gefunden, daß es zahlreiche absolut lipoidunlösliche Säurefarbstoffe gibt, die doch von den Zellen stets und reichlich aufgenommen werden.

Eine Stütze der Lipoidtheorie bedeuten Modellversuche (Fourneau und Vulquin, Thieulin): mit Lezithin, Cholesterin und Rizinusöl imprägnierte Kollodiummembranen zeigen ähnliche Durchlässigkeitsverhältnisse wie die organischen.

Bedeutungsvoll für die Kenntnis des Aufbaues der Zellgrenzschichten sind die Forschungen von Hansteen-Cranner; er zeigte, daß verschiedenste pflanzliche Teile schon bei gewöhnlicher Temperatur an reines Wasser erhebliche Mengen von Phosphatiden abgeben; diese wasserlöslichen Lipoide werden erst bei Behandlung mit organischen Lösungsmitteln derart verändert, daß die bekannten, alkohol-ätherlöslichen Lipoide resultieren. Eine auf dieser Basis aufgebaute „Lipoidtheorie" sieht natürlich ganz anders aus, als die Lipoidtheorie in ihrer gewöhnlichen Form; die Permeabilität würde — im Sinn der Kolloidtheorie (vgl. S. 169f.) — vom Ionenmilieu reguliert. Allerdings ist es, wie später noch zu schildern, unwahrscheinlich, daß die Phosphatide allein den Aufbau der Plasmagrenzschichten besorgen. Es sind in diesen auch eiweißartige Anteile gegeben (Zusammenfassung über Hansteen-Cranner: Grafe, 1927).

Alles zusammengenommen, ist nicht zu leugnen, daß die Lipoide in wesentlichem Maße am Aufbau der Plasmagrenzschichten und an den Permeabilitätserscheinungen beteiligt sind. Als ausschließliche Theorie ist die Lipoidtheorie offenbar absurd; eine von einer für Wasser, Salze, Zucker u.s.f. undurchlässigen Ölhaut umschlossene Zelle könnte gar nicht existieren. Es bedarf also nicht der später zu erwähnenden Versuche, um uns zu überzeugen, daß die Zelle für die genannten Stoffe nicht impermeabel sein kann.

c) Die Siebtheorie

M. Traube erklärte das Verhalten der nach ihm benannten Niederlagsmembranen dahin, daß sie von feinsten Poren durchsetzt seien, welche kleine Moleküle (z. B. die des Wassers) durchlassen, größere aber nicht. Die Niederschlagsmembran ist also ein „Molekülsieb". Diese Anschauung wurde von Collander bestätigt, der für das Permeiervermögen hinsichtlich der Ferrozyankupfermembran einen genauen Parallelismus zum Molekularvolumen feststellte.

Sehr leicht permeierend	Leicht permeierend	Ziemlich leicht permeierend	Mäßig permeierend	Schwer permeierend	Sehr schwer oder nicht permeierend
Wasser 18,8	Methyl-alkohol 42,8 Harnstoff 59,2	Azetamid 58,7 Äthyl-alkohol 62,4 Glykokoll 76,5 Azeton 77,3	Glyzerin 78,0 i-Propyl-alkohol 82,0 Monochlorhydrin 109,9	Äthylazetat 106 i-Butyl-alkohol 102 Monazetin 145,6	i-Amyl alkohol 123,1 Dextrose 182,2 Mannit 193,2

In derselben Weise verhält sich auch die Kollodiummembran als Molekularsieb (Collander, 1926).

Auch in der Zelle geht das Eindringen von Vitalfarbstoffen ihrem Dispersitätsgrad weitgehend parallel. Auf Grund dessen stellte Ruhland seine Ultrafiltertheorie auf, nach der die Plasmahaut ein Ultrafilter ist, das gröber disperse Partikel nicht passieren läßt, fein disperse ja. Auch hinsichtlich ungefärbter Verbindungen kamen auf Grund von Experimenten mit *Beggiatoa* Ruhland und Hoffman (1925; vgl. auch Schönfelder, 1930) zu dem Schluß, daß eine Verbindung um so rascher eintritt, je kleiner ihr Molekularvolumen ist. Der Dispersitätsgrad entscheidet jedoch in allen anderen Fällen keineswegs allein über das Eindringen; das beweist ja die Tatsache, daß hochkolloidale und lipoidlösliche Farbstoffe in die Zelle eindringen. Auch fand Collander, daß sich zahlreiche Pflanzenzellen auch mit hochdispersen Säurefarbstoffen nicht anfärben, und daß sich nur gewisse Zellen (solche in der Umgebung der Leitbündel, jugendliche Zellen und Blumenblattzellen) mit Farbstoff beladen; er stellte sich daher auf den Standpunkt Höbers, daß die besondere Färbbarkeit bestimmter Zellen der Ausdruck einer „physiologischen Permeabilität" ist. Schließlich fand Gellhorn an der Haut- und Muskelmembran, daß allerdings manche kolloidale Farbstoffe nicht permeieren, andere, wie die kolloidalen Säurefarbstoffe Trypanrot und Benzolblau, tun es ja. Auch gegenüber dem Ultrafilterprinzip läßt sich sagen, daß es bei manchen Permeabilitätserscheinungen mitwirkt, daß aber die Zelle keineswegs nur ein Molekularsieb ist, wie es ja schon aus der in Overtons Regel ausgesprochenen Impermeabilität gegenüber molekulardispersen Stoffen hervorgeht.

d) Die Mosaiktheorie

Der ursprünglichen Lipoidtheorie bereitet das Verhalten gerade des einfachsten aller Stoffe im Organismus, nämlich des Wassers, Schwierigkeiten; denn die Annahme einer reinen Ölhaut macht den Wasseraustausch unmöglich. Um dieser Schwierigkeit abzuhelfen, nahm NATHANSOHN an, daß die Plasmahaut eine Art Mosaik sei, in welchem ein Teil der Bausteinchen aus dem unquellbaren, für Wasser also impermeablen, lipoiden Cholesterin, der andere Teil aber aus einem Material bestehe, welches die Eigenschaften einer TRAUBEschen semipermeablen Membran besitzt; auf diese Weise ist begreiflich, daß durch die Zellen allein die lipoidlöslichen Stoffe und außerdem Wasser eindringen. Auch BÄRLUND (1928) kommt auf Grund seiner sorgfältigen Permeabilitätsstudien an *Rhoeo* zur Annahme der kombinierten „Lipoidfiltertheorie" (COLLANDER), nach der zunächst die Lipoidlöslichkeit und zweitens die Molekulargröße für die Permeabilität entscheidend ist.

e) Die Adsorptionstheorie

J. TRAUBE hat darauf hingewiesen, daß nicht nur die Lipoidlöslichkeit, sondern auch die Oberflächenaktivität mit dem Eindringungsvermögen der Stoffe parallel geht; auf Grund dessen hat er seine „Haftdrucktheorie" der Permeabilität entwickelt. Er nimmt an, daß alle Stoffe die Membran leicht durchdringen, welche die Grenzspannung der Lösung gegen die Membran erniedrigen. Die oberflächenaktivsten Stoffe (jene mit geringstem „Haftdruck" gegenüber der Lösung, wie TRAUBE sagt) werden am meisten an der Protoplasmagrenze adsorbiert werden und haben dadurch die meisten Chancen zu permeieren. Die Hauptstütze der Adsorptionstheorie ist die Kapillarregel von J. TRAUBE. Sie besagt, daß die oberflächenaktiven Stoffe, welche Glieder einer homologen Reihe bilden, die Oberflächenspannung des Wassers gleich stark herabdrücken, wenn ihre Konzentration mit wachsender Länge der C-Kette im Verhältnis $1 : 3 : 3^2 : 3^3$ abnimmt. Die folgende Tabelle von J. TRAUBE illustriert die Regel:

		Steighöhe bei 18°
Methylalkohol	1 norm.	58,1 mm
Äthylazetat	$^1/_3$ norm.	50,0 mm
Propylazetat	$^1/_9$ norm.	57,7 mm
i-Butylazetat	$^1/_{27}$ norm.	58,8 mm
i-Amylazetat	$^1/_{81}$ norm.	59,9 mm

Diese TRAUBEsche Regel macht sich in der Tat bei physiologischen Vorgängen geltend, z. B. bei der Narkose von Kaulquappen (OVERTON) und Seeigeleiern (FÜHNER). Isokapillare Lösungen haben gleiche narkotische Kraft. Sie haben gleiche Wirkung auch bei der Änderung des Heliotropismus von Copepoden (J. LOEB), bei Hämolyse (FÜHNER) und der ihr analogen Gerbstoffexosmose bei Pflanzen (CZAPEK). Auch für die Reizwirkung (Frosch, Planarien) gilt die TRAUBEsche Regel (COLE und

Allison, 1930). Bei den Farbstoffen ergibt sich freilich keine Beziehung zwischen Oberflächenaktivität gegen Luft und Permeationsfähigkeit. Es ist hier gegenwärtig wohl ziemlich einerlei, ob man der Lipoid- oder der Adsorptionstheorie anhängt; wenn die Lipoidtheorie auch in der Nirenstein'schen Modifikation die Verhältnisse bei der Vitalfärbung nicht vollständig wiedergibt, so läßt sich sagen, daß eben auch diese noch kein vollständiges Modell der lipoiden Grenzschichten der Zelle gibt (die ja sicherlich aus ganz anderen Komponenten bestehen als denen des Nirenstein'schen Gemisches); und wenn sich andererseits die Vitalfarbstoffe durch keine besondere Oberflächenaktivität auszeichnen, so läßt sich sagen, daß die Oberflächenspannung gegen Luft über die Adsorbierbarkeit an der Plasmagrenze bei den Farbstoffen nichts aussagt (aber warum dann bei Narcoticis?). Erst bessere Kenntnis des Aufbaues der Grenzschichten wird eine Entscheidung ermöglichen.

f) Die Reaktionstheorie

Die Versuche mit Vitalfärbung haben zur Ausbildung einer eigenartigen Permeabilitätstheorie geführt: nämlich der Reaktionstheorie von Bethe. Gelatingallerte und andere Gele speichern bei alkalischer Reaktion Farbbasen, bei saurer Säurefarbstoffe. Ebenso soll auch bei den Zellen die Innenreaktion darüber entscheiden, ob merkliche Mengen aufgenommen werden, da nach Bethe alle Zellen für alle Farbstoffe durchlässig sind (soweit diese nicht zu grob dispers sind). So speichern z. B. die sauren Blutzellen der Ascidien Säurefarbstoffe, ebenso saure pflanzliche Gewebe (Rohde). Die Färbbarkeit von Pflanzenzellen läßt sich auch durch Übertragung in Lösungen von verschiedenem ph umstimmen (Rohde). Collander fand jedoch, daß in sehr sauren Zellen (ph = 4) nach 20 bis 24 Stunden die Konzentration leicht diffusibler Säurefarbstoffe immer noch 64mal geringer war als in der Außenlösung, während umgekehrt die leicht anfärbbaren jugendlichen Zellen nicht saurer sind als andere gegenüber Säurefarbstoffen impermeable Zellen. Wenn also bei gleicher Durchlässigkeit die Anfärbung anscheinend durch die Reaktion bestimmt wird, so ist neben dieser die Permeabilität der Grenzschichten wirksam. Deshalb fügen sich die Erfahrungen über die Permeabilität nichtgefärbter Verbindungen dem Bethe'schen Prinzip nicht, wo sich Anelektrolyten hinsichtlich ihrer Permeationsfähigkeit ganz verschieden verhalten.

g) Die Kolloidtheorie

Die bisher besprochenen Theorien gingen in erster Linie von den Erfahrungen über die Permeabilität der Nichtleiter aus. Die Permeabilität für Elektrolyte wird durch dieselben nicht erfaßt, da Salze lipoidunlöslich und oberflächeninaktiv sind und sich auch nicht so verhalten, wie auf Grund ihres kleinen Molekularvolumen vom Standpunkt der Siebtheorie anzunehmen wäre. Nach Overton dringen die anorganischen Salze nicht ein, indem sie in hypertonischen Lösungen plasmolysieren. Aber diese Anschauung wurde bereits von Osterhout und Fitting korrigiert, die

zeigten, daß die Alkalisalze mit einer meßbaren, freilich kleinen Geschwindigkeit permeieren. Seither wurde ein äußerst umfangreiches Material über die Salzpermeabilität der pflanzlichen und tierischen Zellen gesammelt, das sich eng an die oben (S. 147f.) referierten Untersuchungen über die Wirkungen von Elektrolyten und Elektrolytgemischen anschließt. Wir erinnern an die Untersuchungen über die Salzwirkungen auf Blutkörperchen; ähnlich geht bei den Muskeln die Permeabilität der Salze mit ihrer quellenden Wirkung parallel; auch für die Zellen von Wassertieren ergeben sich ähnliche Erfahrungen. Von allen Besonderheiten im einzelnen abgesehen, kann als das allgemeine Ergebnis hervorgehoben werden: erstens die Geltung der Hofmeisterschen Reihen (resp. verschiedener Übergangsreihen) mit den einwertigen Alkalien als quellungsfördernden und leicht eindringenden auf der einen, den zweiwertigen Erdalkalien, speziell Ca als abdichtenden und schwer eindringenden Ionen auf der andern Seite; zweitens, daß im äquilibrierten Gemisch der Salze mit ein- und zweiwertigem Kation die Salzpermeabilität minimal ist, während reine Lösungen speziell der Salze mit einwertigem Kation die Permeabilität erhöhen. Schwache Basen und Säuren dringen viel rascher ein wie die stark dissoziierten; wie zuerst Osterhout nachwies, vermögen die undissoziierten Moleküle in die Pflanzenzelle einzudringen, die Ionen aber nicht.

Diese Permeabilitätsänderungen durch die Salze hängen mit Zustandsänderungen der hydrophilen Zellkolloide zusammen. Die Kolloidtheorie der Salzpermeabilität läßt sich aber leicht mit den auf Grund der Erfahrungen an Nichtleitern gewonnenen Auffassungen verschmelzen, die ja zeigen, daß die Annahme einer Lipoidhaut nicht ausreicht; die Plasmahaut ist also als Mosaik aus lipoid- und eiweißartigen Flächenstücken aufzufassen, von welchen die ersteren die Permeabilität der Nichtleiter, die letzteren die Salzpermeabilität bestimmen.

Auch im Modellversuch läßt sich die Salzpermeabilität wiedergeben: nach Risse nimmt die Permeabilität von Gelatinmembranen mit steigender Quellung (also in Salzlösungen nach der Hofmeisterschen Reihe) zu. Eine noch bessere Übereinstimmung mit den Verhältnissen in der Zelle ergibt ein Modell, dessen Wandung, möglichst der vermutlichen Zusammensetzung der Plasmahaut angeglichen, aus Agargelatine, Cholesterin und Lezithin konstruiert ist (Mac Dougal und Moravek, 1927).

h) Die Ladungstheorie

Eine sehr eigenartige Form der Permeabilität finden wir bei den roten Blutkörperchen. Von Zuntz u. a. wurde gezeigt, daß Anionen wie Cl' und HCO_3' die Membran des Blutkörperchens passieren, während Gürber zeigte, daß die Kationen die Membran nicht passieren können. Umgekehrt ist die Apfelschale für Kationen permeabel, für Anionen impermeabel. Michaelis (1927) gelang es nun, diese elektive Ionenpermeabilität an einem Modell nachzuahmen. Durch eine ausgetrocknete Kollodiummembran diffundiert HCl nicht, wenn man die HCl-Lösung durch die Membran von reinem Wasser trennt. Wenn man aber eine HCl- und eine KCl-Lösung durch die Membran trennt, so findet eine langsame Diffusion statt;

nach ein bis zwei Tagen beginnt die KCl-Lösung sauer zu werden und ebenso findet man $K^{\cdot}$ in der HCl-Lösung. Es zeigt sich also, daß die Kollodiummembran für Kationen durchlässig, für Anionen undurchlässig ist. Es läßt sich weiter an amphoteren Gelatine- und Eiweißmembranen zeigen, daß die relative Permeabilität für Anionen resp. Kationen vom ph abhängig ist. Wir erhalten auf Grund dessen nach Michaelis folgendes Bild: zunächst beruht der Effekt einer Membran auf Siebwirkung, kleine Moleküle können passieren, große nicht. Zweitens aber hängt die Permeabilität von Membranen von ihrer elektrischen Ladung ab, u. zw. verkleinern diejenigen Membranen, die eine negative Ladung haben, die Beweglichkeit der negativen Ionen, jene mit positiver Ladung die der positiven, indem in den kleinen Poren diese Ionen adsorbiert und dadurch festgehalten werden, während die entgegengesetzt geladenen Ionen — vorausgesetzt, daß ihr Durchmesser kleiner als der der Poren ist — passieren können. Die schönste Bestätigung dieser Untersuchungen von Michaelis sind die Experimente von Mond und Hoffmann (1928), denen es gelang, die Kollodiummembran durch Einlagerung des basischen Farbstoffes Rhodamin B positiv zu laden; sie wurde dadurch elektiv anionenpermeabel.

Auf Grund dieser schönen Untersuchungen erscheint die elektive Anionenpermeabilität der Blutkörperchen nach dem Muster der positiv geladenen Rhodamin-Kollodiummembran geklärt. Schließlich gelang es Mond (1927), die Blutkörperchen durch Umladung mittels OH'-Ionen elektiv kationenpermeabel zu machen, wobei der Umschlag der Anionen- in die Kationenpermeabilität bei ph = 8 (dem isoelektrischen Punkt des Globins) erfolgt. Es ergibt sich also folgendes Bild über die Membranstruktur der roten Blutkörperchen (Mond, 1928): in einem Stromagerüst sind einerseits Eiweiß-, andererseits Lipoidphasen eingelagert. Wie sich aus den Umladungsversuchen ergibt, bestehen die ersteren wahrscheinlich aus Globin; da die Permeationsgeschwindigkeit nicht-lipoidlöslicher Substanzen mit der Größe ihres Molekularvolumens parallel geht, sind in den Eiweißphasen Poren anzunehmen: was über das Molekulargewicht 25 hinausgeht, kann nicht permeieren. Die Lipoidphasen hingegen besitzen — wie aus der Permeabilität von lipoidlöslichen Stoffen hervorgeht — keine Poren. — Nach Höber und Hoffmann (1928) ist die Plasmahaut von *Valonia* aus einem Mosaik selektiv kationen- und selektiv anionenpermeabler Flächenstücke aufgebaut; derartige Mosaikmembranen lassen sich auch künstlich aus Kollodium und Rhodamin-Kollodium zusammenschmelzen. Quergestreifte Muskeln und Nervenzellen endlich sind elektiv kationenpermeabel (vgl. z. B. Netter, 1932).

i) Die Theorie der irreziproken Permeabilität

Schon Reid hatte festgestellt, daß durch die Froschhautmembran eine einseitige Bewegung des Wassers in der Richtung von außen nach innen stattfindet, auch dann, wenn zu beiden Seiten die gleiche, 0,7 %ige Kochsalzlösung vorhanden ist. Diese eigenartige, irreziproke Permeabilität wurde von Wertheimer (1927) geklärt. Bei einem Frosch wird die Haut

von den Beinen abgezogen, die eine Beinhaut läßt man umgekrempelt, die andere wird umgestülpt, so daß sie sich wieder in normaler Lage befindet. Werden beide Häute unten abgebunden, mit einer Lösung von $^1/_{2000}$ Methylenblau gefüllt und das Ganze in Wasser gestellt, so diffundiert der Farbstoff durch die in normaler Lage befindliche Membran sehr bald hindurch, während bei der umgewendeten Membran auch nach Stunden, selbst Tagen kein Farbstoff austritt. Umgekehrt diffundieren Säurefarbstoffe rasch von außen nach innen, langsam in umgekehrter Richtung. Von körpereigenen Substanzen diffundiert NaCl von außen nach innen, ebenso Aminosäuren, Polypeptide und Peptone; Traubenzucker geht von innen nach außen. Diese Ergebnisse erklären sich teils durch die Ladung, teils durch den kolloidalen Zustand der Membran. Die Außenseite der Froschhautmembran ist negativ, die Innenseite positiv geladen; positiv geladene, basische Farbstoffe dringen durch die positiv geladene Innenwand zur negativ geladenen Außenwand durch und gehen dort in die Lösung über, während sie in der umgekehrten Membran von der negativen Außenwand festgehalten werden. Umgekehrtes gilt für die Säurefarbstoffe. Das Reidsche Phänomen erklärt sich durch eine verschiedene Quellbarkeit der beiden Schichten der Membran, indem die Wasserbewegung von der Seite starker zu jener schwacher Quellbarkeit führt.

k) Die Theorie der physiologischen Permeabilität

Nach Höber ist auch mit der Nathansohnschen Ergänzung der Lipoidtheorie den Anforderungen an den Aufbau einer Plasmahaut noch nicht genüge getan; den zwischen den Lipoidteilchen eingeschalteten Elementen des Nathansohnschen Mosaiks müssen nach ihm noch weitere und kompliziertere Eigenschaften als allein die der Semipermeabilität zuerteilt werden.

„Denn trotz aller der angeführten Versuche, welche für die Undurchlässigkeit des Gros der Zellen für die ölunlöslichen Stoffe sprechen, können wir nicht annehmen, daß die Undurchlässigkeit absolut und zu jeder Zeit vorhanden ist. Eine ganz einfache Überlegung lehrt dies und Overton selbst hat darauf aufmerksam gemacht. Sieht man sich die lange Reihe der Verbindungen durch, welche glatt in die Zelle hinein können, also die Reihe der lipoidlöslichen, so begegnet man fast lauter Stoffen, welche im Leben der Zelle keine Rolle, zumindest keine Hauptrolle spielen; durchmustert man dagegen die Verbindungen, für welche die Zellen im allgemeinen sich impermeabel zeigten, so stößt man auf Traubenzucker, Fruchtzucker, Rohrzucker und andere Kohlehydrate, man stößt auf die Aminosäuren und die Säureamide, auf die Salze der organischen Säuren, auf die neutralen Alkali- und Erdalkalisalze, kurz lauter Stoffe, welche als Nährstoffe den Zellen von den Säften zugeführt werden und welche sich innerhalb der Zellen selbst vorfinden. Also was die Zelle nicht braucht, läßt sie ein; was sie braucht, wehrt sie ab. Das klingt im ersten Moment so paradox wie möglich, bei genauerem Zusehen erscheint es aber von vornherein selbstverständlich. Die Zellen sind abgegrenzte chemische Systeme, in welchen in bestimmtem Nebeneinander und ebenso bestimmtem Nacheinander viele Komponenten miteinander reagieren. Das ist nur denkbar, wenn einerseits die im Reaktionsmechanismus notwendigen Stoffe daran gehindert werden, durch Diffusion aus dem System auszutreten, und andererseits ein Schutz gegen beliebige Einschwemmungen von außen

von den Säften her besteht. Deshalb muß die Zelle gegen ihre Umgebung durch eine Hülle geschieden sein, welche Ein- und Austritt der innen und außen gelösten Stoffe hemmt. Aber umgekehrt darf dies Hemmnis nicht immer und unter allen Umständen bestehen. Die Zelle muß in ihrer Oberfläche Einrichtungen besitzen, um den Import und Export ihrer Bedarfs- und Abfallstoffe von sich aus zu regulieren, sie muß den Stoffen, für die sie sich im diosmotischen Experiment als undurchgängig erweist, doch irgendwann und irgendwie eine Passage gewähren, weil es ihre Nährstoffe sind; der Zustand, wie ihn das diosmotische Experiment aufweist, kann nicht die Norm oder nicht die ganze Norm bedeuten. Daraus folgt aber wiederum, daß die Plasmahaut auch mehr sein muß als eine einfache Lipoidhaut; denn wie sollten wir uns an diese allein komplizierte Regulationsvorrichtungen gebunden denken? Die Theorie von der lipoiden Natur der Plasmahaut bedarf also auch aus diesem Grunde einer Ergänzung, aber einer Ergänzung in der Richtung, daß — im Sinne der Nathansohnschen Mosaiktheorie — neben den lipoiden Elementen protoplasmatische Flächenstücke angenommen werden, welche das Substrat einer regulierbaren oder — wie wir es nennen wollen — physiologischen Permeabilität bilden, die als Eigenschaft des lebenden Protoplasten zu der rein ‚physikalischen Permeabilität' infolge auswählender Löslichkeit hinzukommt."

Diese Auffassung wurde von Höber durch zahlreiche Erfahrungen speziell über die Vitalfärbung gestützt. Lipoidunlösliche Farben, z. B. Trypanblau, werden von zahlreichen Zellen aufgenommen — charakteristischerweise von solchen, die, wie die Nierenepithelien, im Besitz besonderer Aufnahmefähigkeiten, oder, wie Reticuloendothelien und Histiozyten, auch der Phagozytose fähig sind. Die Aufnahme dieser lipoidunlöslichen Säurefarbstoffe ist nach Höber im Gegensatz zu der der lipoidlöslichen der Ausdruck eines aktiven, an den Lebensprozeß der Zelle geknüpften Importvermögens. Der strikte Beweis für die besondere Natur des Imports der lipoidunlöslichen Farben ist, daß sich die physiologische Permeabilität für Farbstoffe wegnarkotisieren läßt, die physikalische nicht. Opalinen beladen sich auch außerhalb des Frosches in Ringer-Lösung mit Säurefarbstoffen — aber nur dann, wenn man etwas Eiweiß hinzufügt; der Farbstoff wird dann vielleicht von den (kein Cytostoma besitzenden) Zellen „mitgefressen". Das gilt jedoch nur für nicht narkotisierte Tiere, während bei lipoidlöslichen Farbstoffen die Narkose keinen Unterschied in der Geschwindigkeit des Farbeintrittes herbeiführt (Hertz).

An die „physiologische" Permeabilität können wir die zahlreichen Ergebnisse über die Abhängigkeit der Permeabilität von äußeren und inneren Faktoren anschließen. Mit steigender Temperatur wird die Permeabilität der Pflanzen- wie der Tierzellen größer, wobei allerdings die Temperaturquotienten (Q_{10}) für verschiedene Stoffe an dem gleichen Gewebe wie für den gleichen Stoff an verschiedenen Geweben verschieden sein können (E. und H. Gellhorn, 1928). Letzteres deutet natürlich darauf hin, daß das Permeationsgeschehen für verschiedene Stoffe und Zellen ein verschiedenes ist. Belichtung erhöht die Permeabilität der Pflanzenzelle (Lepeschkin, Tröndle, neuestens: Lepeschkin, 1930), wobei die Geschwindigkeit der Farbstoffpermeation vom roten zum grünen und blauen Licht ansteigt, um im ultravioletten am größten zu werden (M. M. Brooks, 1926). Ebenso wird bei tierischen Zellen die Permeabilität durch ultra-

violetten „Strahlenstich" (TCHACHOTINE) und Radium- und Röntgenstrahlen erhöht. Bereits oben wurde erwähnt, daß die Permeabilität in reinen Salzlösungen größer als im äquilibrierten Gemisch ist, daß weiter die Alkalien im allgemeinen permeabilitätserhöhend wirken, Ca „abdichtend". Ebenso übt auch die Reaktion einen mächtigen Einfluß auf die Permeabilität aus (ILJIN). Ein sehr wichtiges und viel zu wenig beachtetes Moment ist die Konzentration. Die zur Plasmolyse verwendeten, hypertonischen Lösungen sind ja durchaus unphysiologisch, was sowohl für hohe Konzentrationen von Salzen wie von Nichtleitern gilt. Es ist höchstwahrscheinlich, daß diese hochkonzentrierten Lösungen unnormale, ja pathologische Permeabilitätsbedingungen in der Plasmahaut setzen, so daß die im Plasmolyseexperiment erhaltenen Ergebnisse ohne Kontrolle durch andere Methoden über die unter normalen, physiologischen Bedingungen bestehende Permeabilität wahrscheinlich sehr wenig aussagen (über die Abhängigkeit der Permeabilität von der Konzentration der Lösungen vgl. ILJIN, 1928). Von ganz besonderer Wichtigkeit sind die Veränderungen der Permeabilität durch Erregung und Funktion. Für die tierische Zelle gilt, daß Erregung von einer Permeabilitätserhöhung gefolgt ist. Der psychogalvanische Reflex, d. h. die Zunahme der Stromintensität (Abnahme des Widerstandes), die man in einem von einem konstanten Strom durchflossenen Menschen beobachtet, wenn er etwa durch einen Zuruf psychisch alteriert wird, ist nach GILDEMEISTER bedingt durch eine Permeabilitätserhöhung (der Schweißdrüsen). Bei der Erregung des Muskels finden wir Ein- und Austritt anorganischer Ionen als Ausdruck funktioneller Permeabilitätssteigerung (EMBDEN, MITCHELL, WILSON u. a.). Besonders eingehend wurde die Abhängigkeit der Permeabilität von der Erregung, Narkoticis, Temperatur, ph von WERTHEIMER an der irreziprok permeablen Froschhautmembran untersucht. Endlich ist für die Befruchtung eine Erhöhung der Permeabilität, sowie für die Furchung ein rhythmischer Wechsel von Erhöhung der Permeabilität und Rückgang nachgewiesen (MCCLENDON, HERLANT u. a.). Von hervorragender Wichtigkeit ist der Nachweis (E. und H. GELLHORN, 1928), daß die Permeabilität tierischer Membranen durch Adrenalin, Thyroxin, Insulin, Pilocarpin und Atropin verändert wird, so daß den Inkreten und dem vegetativen Nervensystem ein regulatorischer Einfluß auf die Zellpermeabilität zugeschrieben werden muß. KROGH (1924) findet Erhöhung der Permeabilität (selbst für Kolloide) bei Dehnung der Kapillaren (was nach LIESEGANG, 1926, auch für Kollodiummembranen zutrifft). Dieses KROGHsche Prinzip ist vielleicht für die Wirkung der Inkrete (Adrenalin!) und des Nervensystems von Bedeutung (weitere Beispiele für den Nerveneinfluß auf die Permeabilität bei LIESEGANG, 1928).

Alles zusammengenommen, ist also die Permeabilität der Zelle und der Gewebe nicht eine ein für allemal gegebene konstante, sondern eine im höchsten Grad variable Größe. Ebenso wie unter den Bedingungen des Experiments die Permeabilität durch Faktoren wie ph, Ionen, osmotischer Druck, Stoffwechselprodukte wie CO_2, NH_3, Harnstoff verändert wird, werden auch die normalen Stoffwechselvorgänge der Zelle in engem Zu-

sammenhang mit Veränderungen der Permeabilität ablaufen. Der Lebensprozeß ist gar nicht möglich ohne eine ungeheure Schmiegsamkeit der Permeabilitätsfunktionen. Die Permeabilität ist — einen Ausdruck JORDANS (1927) zu gebrauchen — nicht eine „morphostatische", sondern eine „morphokinetische" Funktion, nicht die Arbeit fester Strukturen, „Maschinen" im weitesten Sinn, sondern eines wandelbaren Systems.

1) Die Systemtheorie

Es ist jedoch nicht zu verkennen, daß die Lehre von der „physiologischen Permeabilität" leicht in einem Sinn mißverstanden werden könnte, der sicher nicht in der Absicht ihres Urhebers liegt. Wenn wir sagen, daß die Zelle „aktiv", „von sich aus" die Permeabilität ihrer Oberfläche zu regulieren vermag, so klingt das bedenklich an den Vitalismus und einen MAXWELLschen Dämon an, der die protoplasmatischen Flächenstücke des Membranmosaiks nach seinem Gutdünken und nach der „Zweckmäßigkeit" reguliert. Unstreitig sind aber die zu dem Begriff der „physiologischen Permeabilität" führenden Verhältnisse der eigentliche Kern des biologischen Permeabilitätsproblems, für den wir eine klare Fassung suchen müssen.

Wir müssen uns zunächst klar werden, daß die im diosmotischen Experiment vorliegenden Permeabilitätsverhältnisse, wie sie in OVERTONS Regeln ihren Ausdruck finden (ob sich dabei in einzelnen Fällen und Bedingungen Einschränkungen ergeben, ist eine sekundäre Frage) keineswegs ohne weiteres als biologische Realität gesetzt werden dürfen. Denn die Zelle lebt eben nicht in einem hypertonischen Medium, begegnet in ihrem Milieu nicht Narcoticis, starken Säuren und Basen u.s.f. Die im plasmolytischen Experiment vorliegenden Permeabilitätsverhältnisse tragen den Charakter eines Artefakts, bei dem ohne anderweitige Kontrolle nicht abzuschätzen ist, wieviel davon als dem normalen Zustand der Zelle zukommend betrachtet werden darf. Dieses Moment wird viel zu wenig beachtet. Man betont auf der einen Seite, ein wie unendlich feines Reagens auf minimale Änderungen des Mediums — des ph, des Salzmilieus, der Konzentration u.s.f. — die Plasmahaut ist, auf der andern Seite aber betrachtet man sie, als ob sie ein starres Gebilde wäre, so daß man sich berechtigt glaubt, die Ergebnisse des Plasmolyseversuchs in konzentrierten Lösungen, in starken Säuren, in Zellgiften u.s.f., die unkontrollierbare Kunstprodukte fabrizieren, auf die Verhältnisse in der normalen Zelle zu übertragen. Anstatt also die im plasmolytischen Experiment vorliegenden und biologisch absurden Verhältnisse — wie soll der Muskel funktionieren, wenn er für Zucker undurchlässig ist?[1]) Wie die Metazoenzelle ohne Amino-

[1]) Wir wissen übrigens, daß hohe Zuckerkonzentrationen sehr erhebliche Permeabilitätsveränderungen setzen: z. B. wirken Zuckerlösungen gegenüber der lähmenden Wirkung des KCl auf *Fundulus*-Eier abdichtend (LOEB). Schon $^1/_2$-n-Traubenzuckerlösung kann Fällungen in den löslichen Fraktionen der Zellgrenzphosphatide bewirken (GRAFE, 1927). Das zeigt deutlich, wie wenig der experimentell festgestellten Impermeabilität zu trauen ist.

säuren aufzunehmen? — als „physikalische Permeabilität" schlechthin für eine biologische Realität zu halten und sie durch den deus ex machina der „physiologischen Permeabilität" zu ergänzen, wird es sicher den tatsächlichen Verhältnissen weit mehr entsprechen, den Schnitt zu ziehen zwischen der experimentellen Permeabilität, die ein Artefakt darstellt, und bei der der empfindliche Zustand der Plasmahaut in einer unkontrollierbaren Weise verändert wird, und der normalen Permeabilität, wie sie im Organismus gegeben ist. Tatsächlich sehen wir ja bei den physiologischen Bedingungen sich mehr annähernden Versuchen die Zellpermeabilität gleich weit „natürlicher" reagieren, als es in den alten Regeln zum Ausdruck kommt.

Die moderne Permeabilitätsforschung lehrt uns weiter, daß jedenfalls bei der Permeabilität und ihrer Regulation sehr viele Momente zusammenwirken. Lipoidlöslichkeit, Teilchengröße, Oberflächenaktivität, Innenreaktion, Hydratationswirkung, Ladung u.s.f. sind sicher alle bei dem Phänomen beteiligt, wobei bald das eine, bald das andere Moment in den Vordergrund tritt. Darum lassen sich für die Wirksamkeit jedes dieser Momente „beweisende" Experimente angeben — aber nicht minder solche, die ihre allgemeine Gültigkeit widerlegen. Die Permeabilitätstheorien haben alle ihr Recht, wenn sie als Aufdeckung gewisser am Permeabilitätsgeschehen beteiligter Faktoren aufgefaßt werden, sie werden aber sofort unbrauchbar, wenn man sie als allgemeine und andere ausschließende Erklärungen des Phänomens betrachtet.

Den Ausgangspunkt der Lehre von der „physiologischen Permeabilität" bildet die Inkongruenz der Permeabilitätsverhältnisse, wie sie meist im diosmotischen Experiment angetroffen werden, zu jener Permeabilität, die wir für den lebenden Organismus fordern müssen. Auf Grund der eben gemachten Vorbemerkungen scheint es möglich, zu einer Klärung dieses Problems zu gelangen, die aus unserer Grundauffassung, der Systemtheorie, fließt, und geeignet ist, die Lehre von der „physiologischen Permeabilität" in eine Form zu bringen, die den oben gemachten Einwänden nicht mehr unterliegt. Nachdem der Organismus ein einheitliches System ist, so können wir nicht zweifeln, daß von allen seinen Teilen zu allen seinen Teilen fortwährend Einflüsse ausgehen, von denen wohl viele den bekannten, physikochemischen Kategorien angehören, wobei aber auch mancherlei noch unbekannte mitspielen werden. Die zahlreichen Versuche über die experimentelle Beeinflussung der Permeabilität zeigen uns ferner, ein wie unendlich empfindliches Reagens auf Reize wie ph, Salze, Licht, Temperatur, elektrische Ströme, Inkrete u.s.f. die Permeabilität des Protoplasmas ist. Die Folgerung liegt auf der Hand, daß die „physiologische Permeabilität" gebunden ist an jene Reize, die vom Gesamtorganismus oder von der Tätigkeit von Teilsystemen ausgehen und Permeabilitätsveränderungen auf einem der angedeuteten Wege in den entsprechenden Teilen hervorrufen. Auch die anscheinende „Aktivität" entzieht sich dieser Deutung nicht. In der narkotisierten *Opalina* sind die Stoffwechselvorgänge mehr oder weniger gehemmt; es ist darum verständlich, daß nicht von dem Gesamtzustand des Organismus jene permeabilitätserhöhenden Wirkungen aus-

gehen können, die bei voller Tätigkeit die Aufnahme des Eiweißes oder der Farbstoffe ermöglichen. So erklärt die Systemtheorie sehr einfach den Widerspruch, daß sich die isolierte Zelle oder Zellgruppe im diosmotischen Experiment als impermeabel für lebenswichtige Stoffe erweist, die sie aber im Zusammenhang des Gesamtorganismus dennoch zeitweise durchlassen muß. Im Zusammenhang des lebenden Systems werden eben Permeabilitätsveränderungen gesetzt, die bei der aus ihm herausgelösten Zelle nicht gegeben sind — genau so, wie es unter Umständen auch im Experiment gelingt, die Zelle durch gewisse, physiko-chemische Einflüsse permeabler zu machen. Gerade die experimentelle Permeabilitätssteigerung zeigt uns, daß solche Einflüsse sehr einfach sein können. Auf diese Weise bedeutet die Permeabilität abermals einen einleuchtenden Beweis für die Richtigkeit unserer Grundauffassung.

Mit dieser Auffassung sind der Permeabilitätsforschung neue, wichtige Probleme gestellt. Wenn man bisher die Permeabilität meistens einfach dahin untersuchte, ob irgendein bestimmter (meist zellfremder) Stoff schlechthin permeiere und dadurch zu Ergebnissen kam, die dem biologisch zu Fordernden oft widersprechen, so weist sie darauf hin, daß gerade das Zusammenspiel der Faktoren das Wesentliche ist; man wird vom Biologischen ausgehen und sich vergegenwärtigen müssen, in welchen Zuständen wahrscheinlich z. B. ein Muskel für Zucker permeabel sein wird (populär gesprochen, wann der Muskel neuen Zucker „braucht"), und welche innerhalb physiologischen Grenzen liegende Faktoren etwa zu einer derartigen Permeabilitätssteigerung führen könnten. Man wird untersuchen müssen, ob die für hohe Konzentrationen anscheinend geltende Impermeabilität auch gegenüber physiologischen Konzentrationen gilt und wie durch Kombination der zu permeierenden zelleigenen Substanz mit permeabilitätsregulierenden Faktoren, wie ph, Salzwirkung u.s.f. an die Stelle der scheinbaren Impermeabilität eine funktionelle Permeabilität tritt. Ansätze zu derartigen Untersuchungen sind heute bereits vorhanden; wir möchten aber meinen, daß die klare Einsicht in das Problem und das Ausgehen von derartig biologischen — anstatt wie bisher physikalischen — Problemstellungen bedeutend zur Förderung des Problems geeignet wäre

Im Anhang sei das mit der Permeabilität eng zusammenhängende Problem der Narkose erwähnt. Die organischen Verbindungen, welche nach Overtons Permeabilitätsregeln leicht in die Zelle eindringen, sind zugleich jene, die als Narcotica wirken. So steht in enger Verbindung mit der Lipoidtheorie der Permeabilität die Lipoidtheorie der Narkose (Overton, H. H. Meyer), nach der die narkotische Wirkung auf der Lipoidlöslichkeit beruht und wobei der Teilungskoeffizient Öl/Wasser ein Maß der narkotischen Kraft der verschiedenen Stoffe darstellt (Kritik besonders Winterstein, 1926). Ihr gegenüber steht als zweite die Adsorptionstheorie (J. Traube, zuletzt 1928), welche die andere Eigenschaft der fraglichen Stoffe, die Oberflächenaktivität hervorhebt und die vor allem auf der bereits erwähnten Tatsache der gleichen narkotischen Wirkung isokapillarer Lösungen beruht. Für die Adsorptionstheorie spricht insbesondere, daß auch die Wirkung von Katalysatoren sich narkotisieren läßt, z. B. das Warburgsche Kohlenmodell der Atmung, indem die eisenhaltigen Flächenstücke vom adsorbierten Narcoticum bedeckt werden, ebenso die Fermentwirkung (Invertase, Meyerhof), charakteristischerweise aber nur dann, wenn das

Ferment an Kolloidkomplexe gebunden ist; möglichst gereinigte Invertase ist nicht mehr narkotisierbar (SCHÜRMEYER), wodurch der Zusammenhang von Adsorption und Narkose deutlich aufscheint. Bei den letzterwähnten Modellen kommt natürlich die Lipoidlöslichkeit nicht in Betracht. Die Narkose geht Hand in Hand mit Permeabilitätsänderungen, u. zw. im allgemeinen wohl mit einer Abdichtung durch Anreicherung derselben an der Oberfläche des Protoplasten, während größere Dosen permeabilitätssteigernd wirken können und endlich zu irreversiblen Zerstörungen führen. Da die Erregung, wie oben (S. 174) ausgeführt, mit einer reversiblen Permeabilitätssteigerung symbat ist, so ist die Aufhebung der Erregbarkeit durch die Narcotica auf diese Weise verständlich.

11. Umrisse der Bioelektrik

Letzten Endes beschäftigt sich der größte Teil der physikalischen Chemie mit elektrischen Phänomenen; wir haben solchen in der Lehre von den Kolloiden, vom ph, von den Ionenwirkungen, der Permeabilität u.s.f. fortwährend begegnet (zusammenfassende Darstellung über „Elektrizität und Eiweiße" PFEIFFER, 1929); unter dem Titel „Bioelektrik" wollen wir indes diejenige sensu strictiori betrachten, die elektrischen Ströme und Potentiale im Organismus.

a) Elektrische Ströme im Organismus. Wird ein lebendes Organ (Muskel, Nerv, pflanzliche Organe wie Blätter, Früchte) an einer Stelle verletzt und eine verletzte mit einer nicht verletzten Stelle mit nicht polarisierbaren Elektroden abgeleitet, so erhält man einen elektrischen Strom von 0,02—0,1 Volt, wobei die verletzte Stelle negativ gegenüber der unverletzten ist (Verletzungsstrom). Analog einer lokalen Läsion wirkt, wenn die Ableitung an Stellen der Benetzung mit verschiedenen oder verschieden stark konzentrierten Salzlösungen erfolgt (Chemoströme). Auch unverletzte Oberflächen zweier im natürlichen Zusammenhang stehender Organe (Sehne-Muskel, Wurzel-Blatt oder Stamm) ergeben bei Ableitung einen Strom (Sehne negativ gegen Muskel, Wurzel negativ gegen Blatt). Diesen Ruheströmen, die sich bei asymmetrischer Ableitung ergeben — die in innerer Asymmetrie bestehen kann, wie im letzterwähnten Fall, oder in äußerer Asymmetrie, bei verschiedenen Flüssigkeiten an den Ableitungsstellen u.s.f. — stehen die Aktionsströme gegenüber, kurz andauernde Ströme, die der Ausdruck für transitorische Änderungen im Organismus sind. Jede erregte Stelle verhält sich wie ein negativer Pol gegenüber einer unerregten, und wenn sich die Erregung ausbreitet, so kommt es zum Hinüberlaufen einer „Negativitätswelle" über das erregbare Organ.

b) Die bioelektrischen Potentiale. Diese im Körper auftretenden Potentiale waren lange Zeit mysteriös. Denn Elektrodenpotentiale können im Organismus beim Mangel an freien Metallen nicht vorkommen, und die Diffusionspotentiale sind bei physiologischen Bedingungen bedeutend geringer als die Gewebepotentiale. Erst durch die Forschungen von NERNST, WI. OSTWALD, HABER, CREMER, BEUTNER u. a. wurde gezeigt, daß elektrisch recht wirksame Ketten sich aufbauen lassen, wenn an der Stelle der gewöhnlichen Kombination von Metallen und Elektrolytlösungen Anordnungen getroffen werden, bei denen wässerige Elektrolytlösungen durch eine zweite Phase getrennt werden — sei es, daß diese Phase eine mit Wasser nicht mischbare Flüssigkeit oder eine für Ionen elektiv permeable Membran ist. Es ergibt sich also eine zweifache Möglichkeit der Erklärung der bioelektrischen Potentiale als Phasengrenz- oder als Membranpotentiale.

Wenn eine wässerige Elektrolytlösung mit einer mit Wasser nicht mischbaren Flüssigkeit, einem „Öl" in Berührung gebracht wird, so wird wegen der ungleichen Löslichkeit der Ionen in Wasser und Öl die Ionenkonzentration in beiden verschieden sein;

die Phasengrenze wird also zum Träger eines Potentials. Mit einem einzelnen Grenzpotential kann man natürlich ebensowenig wie mit einem einzigen Metallelektrodenpotential einen Strom erzeugen, wohl aber entsteht durch die Kombination zweier Potentiale eine stromliefernde Kette, in unserm Fall also eine „Ölkette", wie eine solche z. B. die folgende darstellt:

	I	II	III	IV	
+	Na-Oleat in wäßriger Lösung	Na-Oleat in Öl (salzreiche Ölschicht)	NaCl in Öl (salzarme Ölschicht)	NaCl in wäßriger Lösung	—
	1	2	3		

wobei die Phasengrenzen 1 und 3, ähnlich wie metallische Elektroden, Sitz eines Potentials sind. Die elektromotorischen Kräfte solcher Ketten sind bedeutend genug, um mit den im Organismus beobachteten verglichen zu werden. Derartige Ketten können statt als „Ölketten" auch als „Eiweißketten" aufgebaut werden, wobei z. B. Gelatinegallerte die zweite Phase darstellt. Eine noch einfachere Form eines Phasengrenzpotentials erscheint im Konzentrationseffekt: zwei verschieden konzentrierte Lösungen desselben Salzes, durch eine ölartige Mittelschicht getrennt, bilden eine Kette.

Eine zweite Erklärungsmöglichkeit der bioelektrischen Potentiale ergeben die Membranpotentiale. Wi. Ostwald äußerte zuerst die Vermutung, daß die Ströme in Muskeln oder Nerven, auch die bei elektrischen Fischen, auf der Eigenschaft von Membranen beruhen, entweder nur für Anionen oder nur für Kationen durchlässig zu sein; daher führt die Diffusion eines Elektrolyten durch eine solche Membran zur Trennung von Anionen und Kationen und damit zu Potentialdifferenzen an der Membran. Solche elektiv durchlässige Membranen sind, wie wir wissen, sowohl im biologischen Bereiche (Blutkörperchen) als auch im Modellversuch (Kollodiummembran) festgestellt worden.

Es ist also die Frage, ob sich die bioelektrischen Potentiale besser als Phasengrenz- (an den Grenzen zwischen wäßrigen Lösungen und den öl- oder eiweißartigen Grenzschichten) oder als Membranpotentiale (bedingt durch die elektive Ionenpermeabilität) deuten lassen. Mit völliger Sicherheit läßt sich die Frage noch nicht entscheiden. Es besteht jedoch zwischen den Ölketten und den Verhältnissen am Organischen (Apfelschale, Leber) insofern ein Unterschied, als basische und saure Farbstoffe, in Ölketten als Salz angewendet, erstens einen sehr starken elektromotorischen Effekt bedingen, wobei zweitens der basische, resp. saure Charakter des Farbstoffes Negativierung resp. Positivierung bedingt; im Gegensatz dazu wirken in den organischen Objekten beide Farbstoffgruppen in ungefähr gleicher Weise und ihr elektromotorischer Effekt ist nicht größer als der der anorganischen Salze. Das letztere gilt auch für die Eiweiß- und Membranketten, die sich also in dieser Hinsicht als das geeignetere Modell der Verhältnisse im Organischen darbieten. Andererseits ergeben sich für den Konzentrationseffekt in den Öl- und Membranketten ausgezeichnete Modelle, während die Eiweißketten nur bedeutend kleinere Werte liefern. Diese beiden Momente zusammengenommen, scheinen also am besten die Membranketten als Ursache der bioelektrischen Phänomene angenommen werden zu dürfen. Diese Auffassung ergibt nach Höber vor allem eine einleuchtende Erklärung des Aktionsstromes. Die Negativitätswelle ist unter der Voraussetzung, daß die äußere Seite der Plasmahaut dem positiven, die innere dem negativen Pol eines galvanischen Elements entspricht, so zu verstehen, daß im Moment der Erregung jede Stelle sich so verhält, wie wenn ihre Plasmahaut durchlöchert wäre. Das Loch schließt sich dann wieder, nachdem die Erregung abgeklungen ist. Diese Auffassung harmoniert mit den ganz unabhängig davon gemachten Feststellungen, nach denen Erregung und eine

reversible Permeabilitätssteigerung Hand in Hand gehen. Da K-Salze ebenso negativierend wirken, wie eine Verletzung, so ist die Negativierung durch K vergleichbar mit der durch die Erregung bedingten, was zugleich eine Stütze der Annahme bedeutet, daß die Negativierung von einer Zunahme der Ionenpermeabilität herrührt. In guter Übereinstimmung mit dieser Membrantheorie der Erregung stehen auch die Erfahrungen über die physiologischen Wirkungen der Narcotica. Wenn es derselbe Vorgang ist, der bei der fortgeleiteten Erregung die jeweils im Erregungszustand befindlichen Zellen, und bei lokaler Behandlung mit Salzen die behandelten Stellen negativ macht, so ist zu erwarten, daß die Narcotica, welche die die natürliche Erregung kennzeichnende Negativitätswelle schwächen oder aufheben, auch das Entstehen eines Salzruhestromes hemmen, was tatsächlich der Fall ist. Die Erklärung dafür ist, daß die oberflächenaktiven Narcotica die Membran zudecken, so daß ihre kolloidalen Bestandteile dem quellenden und dadurch stromentwickelnden Einfluß der Ionen mehr oder weniger entzogen sind. Auch die Ruheströme der Haut, z. B. an der selektiv permeablen Froschhaut, lassen sich gut durch die Membrantheorie erklären. Zain (1927) hat ein aus Kollodiummembranen bestehendes Modell angegeben, welches den Verletzungsstrom, den Kaliumruhestrom und die Stromerzeugung der elektrischen Fische imitiert.

Eine besonders wichtige Art der Membranpotentiale bilden die Donnan-Potentiale. Sie beruhen auf der Verteilung von Elektrolyten, die auf den beiden Seiten einer Membran eintritt, wenn auf der einen sich Ionen befinden, welche die Membran nicht passieren können. Die Lösung eines Kolloidelektrolyten, z. B. Kongorot, des Na-Salzes einer hochmolekularen Farbstoffsulfosäure, sei durch eine Kolloidmembran von einer NaCl-Lösung getrennt. Der Kolloidelektrolyt dissoziiert sich in impermeable Säureanionen und Na-Kationen, das NaCl in Cl-Anionen und Na-Kationen. Das sich durch Diffusion herstellende Gleichgewicht kann nun nicht dadurch charakterisiert sein, daß sich auf beiden Seiten gleich viel Na- und Cl-Ionen befinden. Denn in beiden Lösungen muß Elektroneutralität herrschen, d. h. die Zahl der Kationen gleich der der Anionen sein. Wegen des Vorhandenseins des nicht diffusiblen Kolloidanions enthielte in diesem Falle die eine Lösung mehr Anionen als Kationen, was der Elektroneutralität widerspricht. Donnan hat thermodynamisch abgeleitet, daß die Beziehung gelten muß: $[Na^{\cdot}]_I : [Na^{\cdot}]_{II} = [Cl']_{II} : [Cl']_I$, wobei die beiden Indizes $_I$ und $_{II}$ die beiden Lösungen bedeuten. NaCl wird also bei genügender Konzentration des Kolloidelektrolyten durch die an sich dafür völlig permeable Membran in die Außenlösung verdrängt. Aus diesen Verhältnissen ergibt sich erstens, daß (vorausgesetzt, daß die Konzentration des Kolloidelektrolyten mit einem nicht dialysierfähigen Ion die der Außenlösung übersteigt) auf der Seite der Kolloidionen die Zahl der Ionen und damit der osmotische bezw. der Quellungsdruck höher sein muß; zweitens, daß zwischen Außen- und Innenlösung ein Potentialsprung, ein Donnan-Potential besteht, das durch die Konzentrationsdifferenz zwischen Außen- und Innenlösung hinsichtlich der Anionen und Kationen bestimmt ist.

Während es früher unverständlich war, daß die Verteilung von Cl, CO_2 und anderen leicht dialysierbaren Substanzen zwischen Blutkörperchen und Plasma ungleich ist, daß die Cerebrospinalflüssigkeit mehr Chloride enthält als das Serum, ist das durch die Theorie des Donnan-Gleichgewichts selbstverständlich: die Eiweißkörper sind bei dem im Organismus herrschenden ph als Anionen gelöst und verdrängen daher die dialysierbaren Anionen durch die Membran, sofern nicht jenseits derselben ebenso viele kolloidale Anionen vorhanden sind.

Eine Reihe biologisch wichtiger Erscheinungen fassen wir mit Michaelis als Adsorptionspotentiale zusammen, wobei die Adsorption von Ionen die Ursache für die elektrische Aufladung ist. Nach der Quincke-Helmholtzschen Theorie der

elektrischen Doppelschicht sind an der Grenze einer Flüssigkeit und eines festen Körpers zwei Schichten von Elektronen entgegengesetzten Vorzeichens in sehr geringer Entfernung vorhanden, von denen die eine einen fest adhärierenden Belag des festen Körpers darstellt, die andere sich schon im flüssigen Medium befindet. Wird eine elektrische Spannung angelegt, so wird die eine dieser Schichten gegenüber der anderen verschoben. Ist der feste Körper ein in der Flüssigkeit schwebendes Teilchen, so äußert sich diese Verschiebung in dessen Bewegung unter dem Einfluß des elektrischen Stromes: Kataphorese; ist der feste Körper ein poröses Diaphragma, so wandert im Stromfeld das Wasser in umgekehrter Richtung durch dessen Poren: Elektrosmose.

Die meisten Zellen sind gegen ihr normales Suspensionsmittel negativ geladen, wandern also zur Anode: Erythrozyten, Lymphozyten, Bakterien, Spermatozoen; positiv sind Spirochaeten und Trypanosomen, Histiozyten, manche Leukozyten u.s.f., wobei natürlich das Verhalten der Lage des isoelektrischen Punktes der betreffenden Kolloide im Vergleich zum ph der Flüssigkeit entspricht.

Ist eine Membran elektrisch aufgeladen, so erfährt die Wasserverschiebung dadurch bedeutende Abweichungen von den osmotischen Gesetzen. Wird z. B. die Membran durch Berührung mit geeigneten Elektrolyten negativ aufgeladen, so ist das in ihren Poren befindliche Wasser positiv geladen; die positiv geladenen Wasserteilchen werden von gleichnamigen Ionen der Innenlösung abgestoßen, von ungleichnamigen angezogen, und zwar um so stärker, je höher deren Wertigkeit ist. Das in der Membran gegebene Potential treibt also, ähnlich wie das außen angelegte Potential bei der Elektrosmose, die Lösung durch die Membran hindurch; je nachdem die Richtung dieser anomalen Osmose die gleiche oder die entgegengesetzte wie die der normalen Osmose ist, erhalten wir also entweder eine Verstärkung der Wasserbewegung in der Richtung der normalen Osmose, oder eine Schwächung oder sogar Umkehrung der osmotischen Wasserbewegung.

Obwohl mit Sicherheit die bioelektrischen Ströme nur bei den elektrischen Organen der Fische biologische Bedeutung haben, so ist doch wahrscheinlich, daß sie auch bei vielen anderen biologischen Erscheinungen mitwirken. Möglicherweise spielt die anomale Osmose und Elektrosmose bei den Resorptions- und Sekretionserscheinungen eine Rolle, wie z. B. die Wertheimerschen Versuche wahrscheinlich machen.

c) Elektrobiologie. Einer in den letzten Jahren bedeutsam in den Vordergrund getretenen Forschungsrichtung muß noch Erwähnung getan werden: der von der Prager Schule inaugurierten „Elektrobiologie“ (über die theoretischen Grundlagen derselben vgl. bes. Fürth, 1928, a). Nach der modernen Atomphysik lassen sich letzten Endes alle Kräfte, die in den materiellen Körpern wirksam sind, auf die Kräfte des die Elektrizitätsteilchen umgebenden elektromagnetischen Feldes zurückführen. Auch die Lebewesen müssen also elektromagnetische Systeme und alle vitalen Vorgänge letzten Endes elektrischen Ursprungs sein. Da der Organismus ein außerordentlich differentes, disperses System darstellt, so ändert sich seine elektrische Feldstärke von Punkt zu Punkt sehr rasch. Wenn wir als rohe Schätzung annehmen, daß die Strukturelemente Dimensionen von der Größenordnung 10^{-6} und die Potentialdifferenzen zwischen sich berührenden Elementen die Größenordnung 10^{-1} Volt haben, so ergibt sich für die Feldstärke ein Betrag von 100000 Volt pro cm. Diese kolossalen Feldstärken müssen aber, wie zuerst Keller erkannt hat, im Organismus bedeutende Kraftwirkungen ausüben. Ein elektrisch geladenes Kolloidpartikelchen führt im Felde des Organismus eine Kataphorese zu den entgegengesetzt geladenen Punkten aus. Eine Folgerung daraus ist die Kellersche „Elektrohistologie“, welche aus der durch die Adsorption von Farbstoffen herrührenden, elektiven Färbung die Verteilung der Potentiale dem Vorzeichen nach erschließt. Da weiter die elektrische

Struktur des Organismus eine Funktion der physiologischen Bedingungen ist, so lassen sich die physiologischen Veränderungen durch Veränderungen des Färbungsbildes verfolgen. In der Tat zeigt sich, daß die Funktion der Atmungs-, Kreislauf- u.s.f. Organe mit dem Auftreten bestimmter Färbungen, also bestimmter Potentiale, verknüpft ist. Man kommt dadurch zu dem Schluß, daß die elektrischen Phänomene zu den Ursachen der Funktion des Organismus gehören; ebenso wie die Farbstoffe werden ja auch alle für den Lebensprozeß wichtigen Stoffe hinsichtlich ihrer Anreicherung und Wanderung durch die Potentiale und Felder des Organismus entscheidend beeinflußt. So sind z. B. in der Niere die Tubuli stark elektronegativ geladen, sie resorbieren darum elektrosmotisch Wasser und Kochsalz und stoßen den anodischen Harnstoff ab. Besonders GICKLHORN hat in zahlreichen, schönen Untersuchungen die Elektroanalyse für morphologisch-physiologische Probleme angewendet[1]).

C. Energetik

12. Leben und Energetik

Der erste Hauptsatz der Energetik ist der Satz von der Erhaltung der Energie, der besagt, daß in einem geschlossenen System trotz allen Umwandlungen der Betrag der Energie konstant bleibt, daß im Naturgeschehen Energie weder verloren geht noch neu erzeugt werden kann. Die Gültigkeit des ersten Hauptsatzes auch in der organischen Welt hat noch nie jemand bezweifelt; ja, ROBERT MAYER ist gerade durch eine physiologische Beobachtung zu dessen Aufstellung geführt worden. Die Bestätigung seiner Geltung auf dem Gebiete des Lebensgeschehens ist längst durch direkte Experimente von RUBNER, ATWATER u. a. gelungen. Die Gültigkeit des ersten Hauptsatzes ist mit einer Genauigkeit bewiesen, die auch für ein physikalisches Experiment vollkommen befriedigend wäre.

Der zweite Hauptsatz der Physik ist der Satz von der zunehmenden Entropie. Seine einfachste Formulierung ist bekanntlich, daß Wärme von niederer Temperatur niemals in Wärme von höherer übergeführt werden kann, wenn nicht irgendwo neue Wärme entsteht, daß bei der Umwandlung von Wärme in Bewegungsenergie, in elektrische Energie, Strahlung u.s.f. stets ein Teil der Energie unverwertbar bleibt, während umgekehrt alle jene Energieformen restlos in Wärme übergeführt werden können. Das Maß der nicht in „höherwertige" Energieformen überführbaren Wärme ist die Entropie des betreffenden Zustandes. Umgekehrt ist die freie Energie nach HELMHOLTZS Formulierung die Gesamtenergie weniger der entropisch gebundenen und daher nicht in Arbeit transformierbaren Energie. Man kann also sagen, daß alle Energie die Tendenz hat, zur niederwertigsten Energieform, zur Wärme zu werden. Es war BOLTZMANN, der das bis dahin unanschauliche Entropieprinzip unmittelbar einleuchtend machte, indem er die Entropie als den Übergang von unwahrscheinlicheren zu wahrscheinlicheren Zuständen auffaßte. Nach der mechanischen Wärmetheorie ist die Wärme die Energie der regellos durcheinanderwirrenden Moleküle.

[1]) Zum Zusammenhang von elektrischer Ladung und Färbbarkeit vgl. auch die wichtigen Modellversuche von BEUTNER (und Mitarbeitern) 1930/31.

Wenn wir irgendein Gas oder eine Flüssigkeit in einen neuen Zustand bringen, so wird die Verteilung der Moleküle darin keineswegs dem Normalzustand entsprechen; der Anfangszustand wird meist ein sehr unwahrscheinlicher sein und das System strebt dem wahrscheinlichsten Zustande zu, nämlich der gleichmäßigen Verteilung, dem Wärmegleichgewicht. In ähnlicher Weise verstehen wir auch die Entwertung (Dissipation) der Energie. In jedem materiellen System sind verborgene Bewegungen vorhanden. Ein Teil dieser Bewegungen entspricht der Wärmebewegung und ist die der vollständig ungeordneten Moleküle. Wird nun diesen Teilchen irgendeine andere Energieform zugeführt, so leuchtet ein, daß gelegentlich etwas von dieser Energie in die ungeordnete Form übergeht. Bei jedem Vorgang wird also ein Bruchteil der Energie zu ungeordneter Bewegung, zu Wärme, wird entwertet. Jede höhere Energieform ist gegenüber dem regellosen Durcheinanderwirren der Moleküle, welches sich als Wärme kundtut, ein unwahrscheinlicherer Zustand; indem alle Energie allmählich in die Form der Wärme übergeht, indem die Entropie zu einem Maximum wird, geht also die Welt aus einem unwahrscheinlicheren zu einem wahrscheinlicheren Zustand über. Der Weltprozeß muß also der maximalen Entropie als seinem natürlichen Ende zustreben. Auf diese Weise bedeutet die Entropie den „Wärmetod" des Universums.

Gegenüber dieser betrüblichen Perspektive haben manche Forscher eine andere Anschauung vertreten. Schon Thomson, Helmholtz, Boltzmann ließen die Möglichkeit offen, daß der zweite Hauptsatz, der ja ein Wahrscheinlichkeitssatz ist, an gewissen Punkten des Universums, nämlich im Lebendigen, durchbrochen werde. Wie solche ektropische Vorgänge, Vorgänge entgegen dem zweiten Hauptsatz, denkbar wären, dafür hat Maxwell das bekannte Bild des sortierenden Dämons entworfen, der durch ein Loch in der Wand nur mit großer Geschwindigkeit anlangende Moleküle in eine Kammer einläßt und auf diese Weise — entgegen dem Wärmeausgleich — die Temperatur dort erhöht. Nach F. Auerbachs Lehre von der „Ektropie" ist das Leben die Organisation, welche sich die Welt geschaffen hat zum Kampf gegen die Entwertung der Energie.

Der erste Fall, woran man in diesem Zusammenhang gedacht hat, ist die Assimilation der grünen Pflanze. Offenbar transformiert die Pflanze die Sonnenstrahlung in die höhere Form der chemischen Energie, indem sie die mineralischen Moleküle zu den organischen vereinigt. Ganz abgesehen davon aber, daß die Wirkung jenes „Instruments des Kosmos zum Kampfe gegen die Entropie", des Lebens, äußerst geringfügig ist — weniger als $^1/_{100}$ der Sonnenenergie wird während eines Jahreszyklus im gemäßigten Klima von grünen Pflanzen aufgenommen — so wird doch selbstverständlich auch hier nur ein Teil der auf die Pflanzenzelle auftreffenden, strahlenden Energie ausgenützt, ein anderer entwertet und zerstreut. Auch bedeutet die Kohlehydratsynthese der Pflanze nur eine provisorische Retardation der Umwandlung in Wärme; denn die Tiere nähren sich direkt oder indirekt von der durch die Pflanze erzeugten, organischen Materie, zersetzen dieselbe und geben ihren Energieinhalt entweder direkt oder nach Umwandlung in Arbeit indirekt als Wärme an die Umgebung ab.

Bei Zugrundelegung der statistischen Theorie folgt, daß hinsichtlich des Organismus als eines makroskopischen Systems der zweite Hauptsatz

gelten muß. Wenn eine bestimmte Energiemenge in eine Maschine eintritt, so muß die Menge der aus der Maschine austretenden, verwendbaren Energie, z. B. der Bewegungsenergie, kleiner als jene sein, weil eben der Rest sich in unverwendbare Wärmeenergie umwandelte. Nun ist allerdings der Organismus keine kalorische Maschine, in welcher chemische Energie zunächst in Wärme hoher Temperatur überführt und diese ihrerseits in Arbeit verwandelt wird; er ist vielmehr — wie ja schon aus der niederen Temperatur, bei welcher die Lebensprozesse verlaufen, und aus dem Fehlen irgendwie erheblicher Temperaturdifferenzen hervorgeht — eine chemodynamische „Maschine", bei der die chemische Energie direkt in Arbeit (und Wärme) überführt wird. Nach Oppenheimers Vorgang (1924) haben wir die direkt bei den chemischen Prozessen als Ausdruck der unvollkommenen Umwandlung in Arbeit entstehende „primäre Wärme" von der „sekundären Wärme", die auf dem Wege über Arbeit entsteht, zu unterscheiden. Da der Lebensprozeß im ganzen irreversibel ist, so kann die zugeführte chemische Energie nicht vollständig in Arbeit übergehen, sondern ein Teil von ihr wird zu Wärme, wird entwertet. Damit ist selbstverständlich nicht ausgeschlossen, daß sich in den Gesamtprozeß Teilprozesse in entgegengesetzter Richtung einschieben, so daß also in unfreiwilligen Reaktionen Stoffe höheren chemischen Potentials geschaffen werden, wie z. B. bei der Umwandlung von Kohlehydraten in Fette und der Meyerhofschen Rückverwandlung der Milchsäure in Glykogen; das geschieht dadurch, daß diese Reaktionen mit freiwillig verlaufenden gekoppelt sind; der Gesamtprozeß ist jedoch auf die direkte oder indirekte Entwertung der freien Energie, auf das Absinken des chemischen Potentials der Stoffe gerichtet. Die große Schwierigkeit besteht freilich darin, daß wir beim Organismus schwer den Wirkungsgrad der „Maschine" bestimmen können, d. h. wir können im allgemeinen nicht angeben, wieviel Wärme direkt als „primäre Wärme", als Wärmeabfall bei der nicht vollständigen Umwandlung chemischer Energie in Arbeit, und wieviel als „sekundäre Wärme", über den Umweg irgendwelcher bereits geleisteter Arbeiten, entsteht. Denn neben der mechanischen Arbeit organischer Systeme haben wir noch mit der „Zellarbeit" zu rechnen: mit chemischer Arbeit, indem das durch Assimilation Verbrauchte aus den Nährstoffen unter (freilich geringfügigen) Potentialhüben mit Hilfe gekoppelter Reaktionen ersetzt werden muß; sowie physiko-chemischer Arbeit: osmotischer Arbeit, Quellungsarbeit, Oberflächenarbeit u.s.f. Durch diese Arbeiten wird das lebendige System in dem für dasselbe charakteristischen Abstand von der Gleichgewichtslage erhalten. Diese innere Zellarbeit ist aber im einzelnen quantitativ unbekannt und so vermögen wir im allgemeinen den Wirkungsgrad der organischen, chemodynamischen „Maschine" nicht exakt anzugeben. Bloß beim Muskel ist die äußere Arbeit exakt bestimmbar; der Nutzeffekt des Muskels des Menschen, des Hundes und des Pferdes beträgt 33 %; wenn eine Arbeit im Betrag von 1 Meterkilogramm geleistet werden soll, müssen dazu Nährstoffe von einer solchen Menge verbrannt werden, daß ihre Verbrennungswärme einen Energiewert von 3 Meterkilogramm hat. Bei der Entwicklung des Kückens, der Seiden-

raupe und des Frosches beträgt nach NEEDHAM der Nutzeffekt der „Entwicklungsarbeit" etwa 77 %. Sehr niedrige Werte ergeben sich bei den autotrophen Bakterien: der Nutzeffekt ist bei Wasserstoffbakterien 26 %, bei Methanbakterien 30 %, bei Stickstoffbakterien 6 %, bei Schwefelbakterien 8 % (BAAS-BECKING, PARKS, zit. nach NEEDHAM, 1928).

Wenn also kein Zweifel besteht, daß der Wärmehaushalt der Organismen im ganzen dem zweiten Hauptsatz folgt, so ist damit freilich nicht gesagt, daß es nicht im Kleinen Vorgänge in entgegengesetzter Richtung geben könnte. Der statistische Charakter des zweiten Hauptsatzes impliziert ja, daß es manchmal auch Vorgänge gibt, die in der entgegengesetzten Richtung verlaufen. Die Möglichkeit unwahrscheinlicher Verteilungen ist um so eher gegeben, je geringer das betrachtete Volumen und je kleiner die Zahl der Moleküle darin ist. Für kleine kubische Partikel von 0,1 μ, bestehend aus Molekülen mit dem Molekulargewicht 10000, liegt nach DONNAN die Möglichkeit nachweisbarer Abweichungen vom chemischen Gleichgewicht vor. Diese Möglichkeit würde für die Einzelphasen und kleinsten Systemteile der Zelle in Betracht kommen; es ist also nach DONNAN wahrscheinlich, daß es biologische Systeme gibt, in denen der Entropiesatz nicht mehr gilt und in denen er durch die statistische Theorie der molekularen Schwankungen und letzthin der individuellen Wirkung ersetzt werden muß. Hier schließen sich dann die schon oben erwähnten Überlegungen LILLIES (1927) an, nach denen sich möglicherweise derartige Schwankungen auf größere Systembereiche übertragen und so auch „makroskopisches" Geschehen beeinflussen könnten. Wenn wir bedenken, daß uns ja z. B. das Vererbungsgeschehen aufs Deutlichste zeigt, wie physikalisch „mikroskopische" Ereignisse (z. B. die Umwandlungen in einem Gen) die ganze „makroskopische" Entwicklung des Organismus beeinflussen, so scheint es, daß diese Möglichkeit im Auge zu behalten wäre.

Zur Abwehr von Mißverständnissen sei noch erwähnt, daß mit der Gültigkeit der physikalischen Hauptsätze im Organismus natürlich noch gar nichts darüber ausgemacht ist, ob nicht dem System „Organismus" eine eigenartige Gesetzlichkeit zukommt. Denn die speziellen Gesetzlichkeiten der Phänomene lassen sich aus den bloßen Energiesätzen nicht ableiten, und so ist für oder gegen die Möglichkeit einer „Eigengesetzlichkeit" des Lebens dadurch nichts ausgemacht.

13. Das chemische Gleichgewicht und seine Anwendung in der Physiologie

Das Massenwirkungsgesetz von BERTHOLLET, GULDBERG und WAAGE besagt: wenn zwei Stoffe bei bestimmter Temperatur miteinander in Reaktion treten, so ist das, was geschieht, nicht bloß von den chemischen Eigenschaften der Stoffe bestimmt, welche dazu führen, daß dieselben sich miteinander verbinden oder reaktionslos nebeneinander bestehen bleiben, sondern es kommt für die Wirkung der Stoffe auch auf ihre Konzentration an. Typisch äußert sich der Einfluß der Masse bei den reversiblen Reaktionen. Wenn wir z. B. Äthylalkohol und Essigsäure mischen, so verwandeln sie sich in Essigester und Wasser, nach der Formel:

$$C_2H_5OH + CH_3 \cdot COOH = CH_3COO \cdot C_2H_5 + H_2O.$$

Die Geschwindigkeit der Reaktion ist proportional der Konzentration der in Reaktion tretenden Stoffe; also gilt für die Geschwindigkeit der Reaktion:

$$v_1 = k_1 \cdot [C_2H_5OH] \cdot [CH_3COOH],$$

wobei die eingeklammerten Ausdrücke die Konzentrationen der beiden Lösungen bedeuten. Je mehr Ester und Wasser sich aber gebildet haben, desto mehr wächst

die Tendenz der letzteren, sich in Alkohol und Säure zurückzuverwandeln; denn die Reaktion ist reversibel. Der ersten Reaktion arbeitet also eine zweite entgegen, die bezeichnet wird durch die Gleichung:

$$v_2 = k_2 [CH_3COO \cdot C_2H_5] \cdot [H_2O].$$

Da die zweite Geschwindigkeit im Laufe der Reaktion stets zu-, die erste stets abnimmt, so muß ein Moment kommen, wo $v_1 = v_2$ geworden ist; in diesem Moment kommt der Umwandlungsvorgang zum Stillstand, es ist ein chemisches Gleichgewicht eingetreten, welches durch die Gleichung bezeichnet wird:

$$k_1 [C_2H_5OH] \cdot [CH_3 \cdot COOH] = k_2 [CH_3COO \cdot C_2H_5] \cdot [H_2O] \quad \text{oder}$$

$$\frac{k_1}{k_2} = k = \frac{[CH_3COO \cdot C_2H_5] \cdot [H_2O]}{[C_2H_5OH] \cdot [CH_3COOH]}.$$

Das heißt mit anderen Worten, daß in einem stabilen Gemisch von Alkohol, Essigsäure, Ester und Wasser, unabhängig von den absoluten Konzentrationen, stets ein ganz bestimmtes Verhältnis zwischen Alkohol und Säure einerseits, Ester und Wasser andererseits bestehen muß.

Es ist klar, daß das chemische Gleichgewicht „ganzheitlichen", „gestaltlichen" Charakter trägt; darum sind die alten analytischen Methoden der Chemie hier nicht zureichend und es ist von größter Bedeutung, daß die physikalische Chemie uns die Mittel gewiesen hat, über diese hinauszuschreiten. Wenn wir weiter bedenken, daß es erstens das Problem der sich analytischer Untersuchung entziehenden Ganzheit und Regulierbarkeit des Lebendigen ist, welches dessen wissenschaftlicher Behandlung die größten Schwierigkeiten entgegensetzt, daß zweitens der Organismus ja ein unendlich kompliziertes, chemisches Reaktionssystem darstellt, so ist von vornherein die große biologische Bedeutung der Lehre vom chemischen Gleichgewicht klar; denn „schon in jedem einfachen chemischen Gleichgewicht ist eine Art selbstregulierender Einrichtung gegeben" (Höber).

Es seien zunächst einige Anwendungen des Massenwirkungsgesetzes auf biologische Verhältnisse erwähnt. Im Blut stellt sich infolge der Reversibilität der Reaktion stets ein Gleichgewicht zwischen Hämoglobin und Sauerstoff einerseits, Oxyhämoglobin andererseits her; bei reiner Hämoglobinlösung entspricht das Gleichgewicht der einfachen Gleichung

$$1\,Hb + 1\,O_2 \rightleftarrows 1\,Oxyhb,$$

also nach dem Massenwirkungsgesetz

$$k = \frac{[Oxyhb]}{[Hb] \cdot [O_2]}.$$

Im Blut liegen freilich die Verhältnisse etwas komplizierter, indem durch die Anwesenheit der Kohlensäure und der Salze die Hb-Moleküle in verschiedener Zahl zu größeren Komplexen vereinigt ist, so daß ihre Reaktion der Gleichung entspricht: $nHb + nO_2 \rightleftarrows nOxyhb$, wobei $n = 2 \cdot 2$ bestimmt wurde, so daß also der Blutfarbstoff im Blut nicht als Hb, sondern größtenteils als Hb_2 und zu geringerem Teile als Hb_3 auftritt. Die selbstregulatorische Wirkung des Blutes erklärt sich folgendermaßen. Sobald aus der Blutflüssigkeit infolge von Sauerstoffzehrung in den durchströmten

Geweben Sauerstoff in diese abfließt, wird der verlorengegangene Sauerstoff automatisch aus den Reservelagern des Oxyhb nachgeliefert; umgekehrt geht in den Lungen Sauerstoff in dies Reservoir über. Weiter gelangt bei der Durchströmung der Organe als Stoffwechselschlacke CO_2 ins Blut, und indem in den Lungen aus der Alveolarluft Sauerstoff ins Blut eindringt, vertreibt dieser gleichzeitig das CO_2. Das beruht darauf, daß sowohl Hb wie Oxyhb schwache Säuren sind. Die Dissoziationskonstante des Oxyhb ($5{,}10^{-7}$) ist aber 67 mal größer als die des reduzierten Hb ($7{,}5 \cdot 10^{-9}$); Oxyhb ist also die stärkere Säure, an Stärke der Kohlensäure ($k = 5{,}9 \cdot 10^{-7}$ bei 37°) vergleichbar; wird also in CO_2-haltiges, O_2-freies Blut O_2 eingeleitet, so spielt sich die Reaktion ab:

$$B' + HCO_3' + H(Hb)_n + n\,O_2 = B' + [HbO_2]_n' + H_2O + CO_2,$$

worin B die Basen bedeutet, welche an Hb und Oxyhb gebunden werden können. Das Oxyhb tritt also mit der Kohlensäure in Konkurrenz um die Basen und kann sie durch Massenwirkung vertreiben.

Das ist nur ein kleiner Ausschnitt aus dem wunderbaren Gebiet der Blutphysiologie, zu dessen ausführlicher Schilderung wir den Leser auf die Darstellung Höbers (1926) verweisen. Wir sehen, daß die angeführten — und noch zahlreiche andere — Regulationen in der Atmung einfach als Folge des Massenwirkungsgesetzes verständlich sind. Es gibt nicht viele Beispiele, die so eindringlich zeigen, wie rein physiko-chemische und relativ einfache Eigenschaften und Vorgänge durch ihr Ineinandergreifen die verblüffendsten Reaktionen zeitigen können.

a) Zur Kinetik der Fermentreaktionen

Wir beabsichtigen, auf das große Gebiet der Fermente erst in dem dem Metabolismus gewidmeten Kapitel (II. Band) einzugehen; an dieser Stelle beschränken wir uns darum auf eine flüchtige Kennzeichnung der Kinetik der Fermentreaktionen.

Fermente sind organische Katalysatoren. Nach der klassischen Definition Ostwalds ist ein Katalysator ein Stoff, der, ohne im Endprodukt einer chemischen Reaktion zu erscheinen, deren Geschwindigkeit verändert (im allgemeinen vergrößert). Aus dieser Begriffsbestimmung folgt bereits eine sehr wichtige Erkenntnis: die Katalyse kann nur Reaktionen beschleunigen, die auch an und für sich verlaufen — freilich mit sehr oder „unendlich“ kleiner Geschwindigkeit, also nur freiwillig verlaufende Reaktionen. Z. B. Wasserstoff und Sauerstoff reagieren bei gewöhnlicher Temperatur praktisch nicht miteinander, trotzdem durch ihre Vereinigung zu Wasser eine enorme Energiemenge frei wird; die Anwesenheit von fein verteiltem Platin bewirkt die rasche Vereinigung des Knallgases. Es ist damit zugleich gesagt, daß die Gleichgewichtslage des Systems durch die Anwesenheit des Katalysators nicht verändert wird; dieser führt nur zur rascheren Einstellung des sonst in meßbarer Zeit nicht erreichten Gleichgewichts. Mit anderen Worten, der Katalysator bringt nicht neue Energien in das System hinein und kann nicht unfreiwillige, d. h. zu ihrer Durchführung äußerer Energiezufuhr benötigende Reaktionen veranlassen.

Aus dem Gesagten folgt weiter, daß ein Katalysator unter Umständen nicht nur abbauend, sondern auch aufbauend wirken kann. Wenn seine Wirksamkeit darin besteht, die Einstellung des Gleichgewichts zu beschleunigen, so muß das Resultat das gleiche sein, ob wir von der einen oder anderen Seite der Reaktionsgleichung, von dem unzersetzten Stoff oder von den Zersetzungsprodukten ausgehen. Es kommt dann lediglich auf die Reaktionsbedingungen an, ob das Ferment die Spaltung oder die Synthese herbeiführt. In der Tat können unter Umständen die gleichen Fermente ebensowohl höhere Kohlenhydrate in einfache Zucker aufspalten, wie die ersteren aus den letzteren aufbauen; eben dasselbe gilt für die Zerlegung von Fetten in Glyzerin und Fettsäuren, von Eiweißkörpern in Aminosäuren und deren Aufbau aus den Bestandteilen. So sind zahlreiche fermentative Synthesen hinsichtlich der wichtigsten Gruppen organischer Verbindungen nachgewiesen worden.

Scharf zu unterscheiden ist jedoch von diesen fermentativen Synthesen eine Gruppe andersartiger Vorgänge, die gleichfalls zu Synthesen führen können. Es handelt sich hier jedoch um Vorgänge, die an sich unfreiwilliger Art sind. Solche können dadurch zustande kommen, daß sie mit freiwillig verlaufenden Reaktionen „gekoppelt" sind. Durch die freiwillig verlaufende Reaktion wird in diesem Falle die freie Energie geliefert, deren die unfreiwillige Reaktion zu ihrer Durchführung bedarf. Solche gekoppelte Reaktionen können ebenfalls katalytisch beschleunigt sein — im einfachsten Fall dadurch, daß die freiwillig verlaufende Reaktion katalytisch beschleunigt wird und dadurch die ganze Reaktionskoppelung schneller abläuft. Gekoppelte Reaktionen dürften im Organismus eine außerordentliche Rolle spielen; denn viele Synthesen des Organischen sind unfreiwillige Reaktionen, die nur unter Aufwendung freier Energie, also als Aufhebung eines Gleichgewichts möglich sind.

In den bisherigen Ausführungen wurden den Katalysatorwirkungen die einfachen Vorstellungen der chemischen Kinetik zugrunde gelegt. Ein Musterbeispiel für deren Gültigkeit ist der klassische Fall einer monomolekularen Reaktion, der Zerfall des Rohrzuckers in Dextrose und Lävulose unter dem Einfluß von $H^{\cdot}$-Ionen. Die Geschwindigkeit erweist sich hier — den Forderungen des Massenwirkungsgesetzes entsprechend — proportional der vorhandenen Massen. Sei die Geschwindigkeit z. B. durch den Umsatz von $^1/_5$ der jeweils vorhandenen Masse in der Zeiteinheit definiert, so folgt daraus, daß die Geschwindigkeit am Anfang am größten ist, sich dann stetig verkleinert, schließlich unmeßbar klein und nach unendlich langer Zeit 0 wird; der Gleichgewichtszustand ist also durch die praktisch restlose Aufspaltung des Rohrzuckers definiert. Es ist hier so, als ob vom Rohrzucker sich Molekül um Molekül spaltet; daher die Bezeichnung einer solchen einfachen Reaktion als „monomolekular".

Bei den organischen Fermenten hingegen liegt die Sache meist weit komplizierter. Die einfachen Gesetze der chemischen Kinetik lassen sich nicht ohne weiteres auf die Fermentreaktionen übertragen, sondern es liegen verwickelte Beziehungen vor, die in jedem Einzelfall Klärung verlangen, von einer solchen häufig noch weit entfernt sind und sich nicht

auf eine allgemeine Formulierung bringen lassen. Nur die wichtigsten dieser komplizierenden Faktoren können hier angedeutet werden.

Ein erstes, relativ einfaches Moment liegt darin, daß das Ferment — obwohl es definitionsmäßig in den Endprodukten der Reaktion nicht erscheint — doch Zwischenverbindungen mit dem Substrat und den Endprodukten eingehen kann; in diesem Fall wird die Lage des Fermentgleichgewichts eine andere sein, als das Gleichgewicht der unkatalysierten Reaktion; ein derartiges Verhältnis liegt z. B. nach Michaelis bei der Invertasewirkung vor.

Zweitens ist der Einfluß der Temperatur zu berücksichtigen. Auch die Enzymwirkung sollte der van't Hoffschen R-G-T-Regel folgen, nach der bei je 10^0 ungefähr eine Verdoppelung der Reaktionsgeschwindigkeit eintritt. Dem wirkt jedoch das Moment entgegen, daß schon bei relativ niederen Temperaturen eine Zerstörung des Enzyms eintritt; jedes Enzym hat darum eine Temperatur der optimalen Wirkung und eine „Tötungstemperatur", bei der nach v. Eulers Definition die Wirksamkeit der Enzymmenge auf die Hälfte abgesunken ist.

Das weitaus schwierigste Moment der Fermentwirkung liegt jedoch darin, daß die Fermente uns erstens chemisch vollkommen unbekannt sind und daß sie zweitens wohl stets an einen kolloidalen Träger gebunden sein müssen, so daß also die Fermentreaktionen solche in einem mikroheterogenen System sind. Nur für Vorgänge im homogenen System bildet aber das Massenwirkungsgesetz die Grundlage; in den mikroheterogenen Systemen hingegen liegen die Verhältnisse bedeutend komplizierter, indem hier der Begriff der Adsorption und des Adsorptionsgleichgewichts grundlegend sind. Als Grenzfälle lassen sich etwa angeben die Katalyse im homogenen System (etwa die Rohrzuckerinversion durch $H^{\cdot}$-Ionen), andererseits reine Adsorptionskatalysen. Zwischen beiden stehen nun die meisten fermentativen Katalysen darin: einerseits sind echte chemische Affinitäten, dem Massenwirkungsgesetz gehorchend, bei ihnen gegeben, andererseits aber haben die Enzyme kolloidalen Charakter und es kommen Adsorptionsbindungen in Betracht.

Hier ist nun auch das andere, oben erwähnte Moment in Betracht zu ziehen: daß nämlich die Enzyme als chemisch definierte Individuen nicht bekannt, sondern stets an kolloidale Träger gebunden sind. Die hochgradig gereinigten Enzyme Willstätters weisen auf keine bestimmte Körperklasse hin; aus den schwankenden Zahlen ihrer Bestandteile ist nichts zu erschließen, was nicht noch immer auf besonders hartnäckig anhaftende Begleitstoffe zu beziehen wäre. Die Art und der Zustand des Trägers wird seinerseits den Charakter der Reaktion in wesentlichem Maße bestimmen. Darin liegt vielleicht ein wichtiger Faktor für ein weiteres, für die Enzymwirkung ausschlaggebendes Moment: für die große Bedeutung des ph. Die Enzyme sind amphotere Elektrolyte; sie besitzen ein ph-Optimum ihrer Aktivität. Es ist aber schwer und wohl immer nur für den Spezialfall auszusagen, ob dieses sich auf das Enzym als chemischen Stoff, auf den Träger oder auf das Substrat der Enzymwirkung bezieht.

Schließlich ist noch ein Moment zu berücksichtigen. Bei einer chemischen Reaktion (Katalyse) im homogenen System ist die Reaktionsgeschwindigkeit die einer chemischen Reaktion nach dem Massenwirkungsgesetz. In einem makroheterogenen System kann, sofern es sich um eine

Ionenreaktion handelt (das von NERNST behandelte Beispiel: Auflösung von festem $Mg(OH)_2$ durch Benzoesäure) die chemische Reaktionsgeschwindigkeit außer Betracht bleiben; denn sie verläuft unmeßbar schnell; nach NERNST ist hier die Reaktionsgeschwindigkeit gleich einer Diffusionsgeschwindigkeit. Auch bei Fermentreaktionen müssen sowohl Reaktions- als auch Diffusionsgeschwindigkeiten in Betracht gezogen werden.

Die angedeuteten Momente zusammengenommen, ergibt sich, daß die Reaktionskinetik der Fermente ein äußerst komplexes und schwieriges Problem darstellt. Je nach dem Spezialfall werden bald die rein chemischen Beziehungen, bald physiko-chemische, wie Adsorption und Diffusion, in den Vordergrund treten. Es ist darum leicht begreiflich, daß sich eine allgemein gültige Formel für die Fermentwirkung bisher nicht aufstellen ließ, daß vielmehr für jeden Spezialfall empirische Formeln aufgestellt werden müssen, die mit größerer oder geringerer Genauigkeit zutreffen und nicht verallgemeinerungsfähig sind.

14. Die Zustandsform des Organismus

a) Der Organismus als Gleichgewichtssystem

Der Gedanke liegt nahe, die Gleichgewichtsbetrachtung auf den Organismus als Ganzen anzuwenden, um auf diese Weise verständlicher zu machen, warum bei verschiedenen absoluten Quantitäten (z. B. jungen und alten Organismen), bei wechselnder Aufnahme von Nahrungsstoffen, selbst bei pathogenen Einflüssen stets ein konstantes Verhältnis zwischen den chemischen Konstituenten des Organismus eingehalten wird:

„Die Auffassung des Protoplasmas vom Standpunkte der physiko-chemischen Kinetik als eines chemisch heterogenen Systems führt für die in Gleichgewichtsbeziehung stehenden Phasen zu der Folgerung, daß jede Veränderung einer Phase — z. B. der durch Fermente bedingte Abbau oder Aufbau einer Komponente — eine zwangsläufige Mitveränderung, eventuell eine gegensinnige Änderung anderer Phasen mit sich bringt.... Andererseits führt die Erkenntnis einer z. T. erheblichen analytisch-chemischen Verschiedenheit gewisser Bestandteile, besonders der Spezifität der Eiweißkörper, zur Vorstellung eines spezifisch und individuell verschiedenen Gleichgewichts, welches den Abbau und Nachbau ganz typischer Komponenten, also eine Spezifität des Stoffwechsels erzwingt“ (v. TSCHERMAK, 1915).

Besonders ZWAARDEMAKER (1906, 1926) hat sich um diese Betrachtungsweise des Organismus verdient gemacht. Wie er hervorhebt, wird allerdings der Gleichgewichtszustand einer ruhenden tierischen Zelle besonders kompliziert durch die Beziehung zu den Nachbarzellen. Wären die Zellgrenzen rein semipermeabel, so läge die Sache einfach; aber bei dem für die Zelle meist charakteristischen Mittelzustand zwischen Permeabilität und Impermeabilität können die Gleichgewichte benachbarter Zellen nicht voneinander unabhängig sein, sie müssen sich vielmehr solange ändern, bis sie sich hinsichtlich ihrer chemischen Bestandteile ausgeglichen haben; wir müssen also das ganze Bion als ein einheitliches Gleichgewichtssystem betrachten. Andererseits aber gelingt es nach ZWAARDEMAKER, alle wesentlichen Eigentümlichkeiten der Gleichgewichtszustände in der Zelle, resp.

im Organismus wiederzufinden. Es seien davon erwähnt: a) die Unabhängigkeit des Gleichgewichts von der Menge der Phasen; b) die Allseitigkeit des Gleichgewichts zwischen den Phasen: „Es ist damit gemeint, daß in einem Phasensystem Gleichgewicht bestehen muß zwischen allen Phasen, also auch zwischen denjenigen, die nicht unmittelbar miteinander in Berührung stehen". Dieser Satz ZWAARDEMAKERS ist nichts anderes als das allgemeinste Schema der organischen Regulationen, deren Wesen ja darin besteht, daß das Geschehen im Teile stets mitbestimmt ist durch die Gesamtlage des Systems — denken wir etwa an die Keimregulationen. c) Die Allseitigkeit der Gleichgewichtsstörungen: z. B. eine Nervenzelle modifiziert sich, wenn weit entfernt im Achsenzylinder eine Degeneration vor sich geht. Für das Gesamtsystem des Organismus zeigen, wie wir hinzufügen, alle Korrelationen und Regulationen, in denen der Organismus nicht als ein Aggregat selbständiger Maschinen reagiert, wie die Gleichgewichtsstörung in einem Teile eine solche in allen anderen mit sich bringt.

Man könnte also die chemischen Gleichgewichtsbetrachtungen auf den Organismus anwenden. Schon vor langem hat HOFMEISTER (1901) angedeutet, wie die Annahme einer Reversibilität der Fermententwicklung eine einfache Lösung für wichtigste Stoffwechselprobleme geben könnte. Man kann sich auch bereits konkretere Vorstellungen darüber machen, wie das selbstregulatorische Ineinandergreifen von Stoffwechselprozessen durch reversible Reaktionen zustande kommen kann. Viele Enzyme werden durch die Produkte ihrer eigenen Tätigkeit geschwächt oder ausgeschaltet, und zwar oft in reversibler Weise. Z. B. das Emulsin, durch welches Salicin in Saligenin und Traubenzucker gespalten wird, hemmt sich selbst durch seine Tätigkeit und erlangt erst seine ursprünglichen Fähigkeiten wieder, wenn die Spaltprodukte aus dem Reaktionsgemisch entfernt sind. Entsprechend können wir uns wohl vorstellen, daß, wenn vom wechselnd zusammengesetzten Medium her der Zelle ein Überschuß von spaltbaren Materialien zugeführt wird, die Zersetzungsprodukte im Inneren der Zelle von selbst die die Norm übersteigende Spaltung einschränken, die intrazellulären Enzyme werden ausgeschaltet, bis die Zersetzungsprodukte mit Hilfe eines zweiten Enzyms verbraucht sind; erst dann setzt die erste Spaltung von neuem ein, bis dahin ist aber auch die Zufuhr vom Zellmedium her verlangsamt worden; denn indem das erste Enzym seine Tätigkeit mehr und mehr einstellte, stieg die Konzentration des dem Medium entstammenden Stoffes im Protoplasma, damit flachte sich das Konzentrationsgefälle ab und der osmotische Antrieb zum Nachschub von außen verringerte sich (HÖBER, 1926).

b) Das dynamische Gleichgewicht; der stationäre Zustand

Eine nähere Betrachtung lehrt jedoch, daß der Zustand des Organismus prinzipiell nicht dem eines Gleichgewichtssystems im gewöhnlichen Sinne entspricht. Der Organismus ist ja weder ein statisches noch ein geschlossenes System. „Solange ein Organismus lebt, befindet er sich in ständiger Zersetzung, und die aufgezehrte Materie wird immer wieder

durch neue ersetzt", sagte schon JOHANNES MÜLLER. Wir haben also bis jetzt von jenem Geschehen abstrahiert, das man als „Metabolismus" zusammenfaßt — und das gerade das Wesentliche am Leben ausmacht.

Pflanze wie Tier sind Prozesse eigen, deren Charakteristik die Überführung von Nährstoffen in Zellbestandteile ist. Wir haben zunächst in der Pflanze synthetische Vorgänge, die eine Aufhebung des Gleichgewichts ruhender Systeme bedeuten und deshalb nur unter Zufuhr äußerer Energien zustande kommen können. Die Pflanze formt, in erster Linie mit Hilfe der Energie der Sonne, energiearme Substanzen, wie Kohlensäure und Wasser, zu Substanzen mit hoher freier Energie um, die dann (nunmehr ohne weitere große Potentialhübe) zu allerlei sehr komplizierten Systemen aufgebaut werden. Das Tier nimmt komplizierte, artfremde, organische Stoffe auf, aus denen zuerst durch Spaltung einfachere indifferente Stoffe gebildet werden; diese werden resorbiert und gelangen in die Gewebe; dort werden von den Zellen diejenigen noch stickstoffhaltigen Reste aufgenommen und in noch unbekannten Assimilationsprozessen in zelleigene Bestandteile umgewandelt, die als Ersatz für das verbrauchte Eiweiß dienen. Das sind die Vorgänge des „Baustoffwechsels"; je nachdem in ihm vorwiegend neue zelleigene Substanz gebildet oder nur untergegangene („Abnutzungsquote", RUBNER) ersetzt wird, sprechen wir von Anbau- und Erhaltungsstoffwechsel. Bei der Pflanze überwiegt während des ganzen Lebens der Anbaustoffwechsel, beim Tier nur in der Reifungsperiode. Dem Baustoffwechsel gegenüber steht der Betriebsstoffwechsel als die Gesamtheit aller Prozesse, die zur Ausnützung chemischer Energie führen: Atmung und Gärung. Es ist unmöglich, Bau- und Betriebsstoffwechsel streng zu trennen. Baustoffe werden in Zeiten der Not in den Betriebsstoffwechsel hineingerissen, Reservestoffe werden teils zu baulichen, teils zu Betriebszwecken verwendet, und die in der Abbauphase frei werdende Energie erschöpft sich nicht allein in Bewegung, Wärme, Licht, Elektrizität u.s.f., sondern auch in synthetischen Vorgängen (vgl. GOTTSCHALK, 1921). Mit v. TSCHERMAK zu sprechen: die Grundeigenschaft des Lebendigen ist das gleichzeitige Abschmelzen und Nachwachsen, die Verbindung von fortwährendem Abbau und Aufbau. Halten sich Abbau und Aufbau das Gleichgewicht, so erscheint das lebendige System, äußerlich betrachtet, stationär. Das Leben ist darum eine doppelseitige selbsttätige Veränderung, autonomer Metabolismus: jede Tierart, ja jedes Individuum vermag aus einem Gemisch fremdartiger Substanzen, Kohlehydraten, Fetten, Eiweißkörpern, die bei direkter Übernahme geradezu giftig wirken würden, die ihm eigentümlichen Körpersubstanzen in charakteristischer Qualität und Menge zu erzeugen. Selbst im Wasserhaushalt wird ein typischer Wert hergestellt und festgehalten. Analoge charakteristische Unterschiede bestehen für die einzelnen Teile, Organe und Gewebe eines Organismus. Die gleiche Autonomie spricht sich aus in der Elektivität, mit der Stoffaufnahme und -abgabe von seiten der verschiedenen Arten und Individuen, ja von seiten jeder einzelnen Zelle geschieht.

Das ist also in oberflächlichen Umrissen das Problem des Metabolismus. Um zu näheren Vorstellungen über den Zustand des Organismus zu ge-

langen, müssen wir ihn sowohl im „zeitlichen Querschnitt" wie im „zeitlichen Längsschnitt" betrachten.

Ein chemisches Gleichgewicht ist keineswegs als ein Zustand der chemischen Ruhe aufzufassen; tatsächlich gehen auch in ihm fortwährend Umsetzungen vor sich, die nur — durch das Massenwirkungsgesetz — so geregelt sind, daß von jeder Molekül- (oder Ionen-) Art soviel gebildet wird als verschwindet. Das chemische Gleichgewicht ist aber dadurch charakterisiert, daß es arbeitsunfähig ist; zur Aufrechterhaltung der in ihm verlaufenden Umsetzungen ist keine Arbeit erforderlich, noch kann aus ihm eine solche gewonnen werden; sondern die algebraische Summe aller Arbeiten, die aus den einzelnen Teilvorgängen gewonnen, resp. für sie aufgewendet werden, ist gleich 0. Es muß erst eine Verschiebung des Systems aus der Gleichgewichtslage heraus vorgenommen werden, ehe, unter Rückkehr in den stabilen Zustand, das System Arbeitsfähigkeit erlangt. Nach VAN'T HOFF ist die maximale Arbeit, welche bei der freiwilligen, chemischen Umsetzung bestimmter Mengen von Stoffen bei bestimmter Temperatur gewonnen werden kann, um so größer, je weiter das Reaktionssystem vom Gleichgewichtszustand entfernt ist; in der Gleichgewichtslage ist also die Arbeit = 0.

Wir haben nun im Organismus nicht — wie die konstanten Verhältnisse seiner Konstituenten zunächst vermuten ließen — ein System im chemischen Gleichgewicht, sondern ein solches, das von seiner stabilen Gleichgewichtslage weit entfernt und darum arbeitsfähig ist, andererseits aber zur Aufrechterhaltung der Distanz vom stabilen Gleichgewicht ständig neu zugeführter Arbeit bedarf, und nur dadurch, daß das lebende System sich niemals im stabilen, chemischen Gleichgewicht befindet, sind überhaupt die Lebensleistungen möglich. Wir können ein derartiges Pseudogleichgewicht, das in gewissem Abstande vom stabilen Gleichgewicht konstant erhalten wird, als „dynamisches Gleichgewicht" bezeichnen.

Es ist sofort klar, daß ein System im dynamischen Gleichgewicht nur bestehen kann als ein offenes System. Ein geschlossenes System würde so rasch wie möglich in die Ruhelage übergehen. Beim Organismus geschieht das nicht, denn die beim Zerfall frei werdenden Energien wie auch die Produkte des Abbaues treten aus dem System heraus, andererseits aber treten in ihn aus der Außenwelt ständig Materialien ein, die Energien liefern, um den Abstand vom Gleichgewicht aufrecht zu erhalten. Legen wir also einen zeitlichen Querschnitt durch den Organismus, so zeigt er sich als ein durch einen fortwährenden Strom von Materie und Energie erhaltendes Gebilde, als ein „stationärer Zustand". Das genügt aber noch nicht zur Definition des Zustandes des Organismus, da derselbe Charakter auch beliebigen, „heteronomen", stationären Zuständen (dem Wasserfall, der Flamme, dem elektrischen Strom u.s.f.) zukommt; sondern es muß als das zweite wesentliche Moment hinzugesetzt werden, daß die durch das Anstreben des Gleichgewichts freiwerdenden Energien in mannigfachen Funktionen ausgegeben werden, die letzten Endes dazu dienen, dem Organismus energiereiche Materialien zu verschaffen, welche den Abstand vom Gleichgewicht wieder herstellen. Bei der Pflanze liegt eine analoge

Leistung in der Schaffung der zur Verwertung der Sonnenenergie notwendigen Organe vor.

Das dynamische Gleichgewicht des Organismus setzt bestimmte Bedingungen voraus, die sich unschwer angeben lassen. Wenn das arbeitsfähige, dynamische Gleichgewicht erhalten bleiben und nicht in das stabile Ruhegleichgewicht übergehen soll, so ist die Voraussetzung dafür, daß die Geschwindigkeiten der Prozesse sorgfältig abgestimmt sind. Nur so ist es möglich, daß in dem System einerseits gewisse Konstituenten abgebaut werden (wodurch dasselbe arbeitsfähig ist), während auf der andern Seite neue Zufuhr die Erreichung des Ruhezustandes verhindert.

Schnell verlaufende Reaktionen, wie die Ionenreaktionen, führen natürlich auch im Organismus zu einem chemischen Gleichgewicht; daher die ausgezeichnete Anwendbarkeit des letzteren auf die Vorgänge im Blut[1]). Langsam verlaufende Vorgänge aber führen im Organismus nicht zum wahren Gleichgewicht, sondern höchstens zu einem dynamischen. So ist z. B. der wahre Gleichgewichtszustand der Verbrennung des Zuckers im Blut mit Hilfe der Oxydationsfermente und des Sauerstoffs die praktisch restlose Vernichtung des Zuckers; dieses wahre Gleichgewicht wird aber während des Lebens niemals erreicht, weil vorher aus der Nahrung oder den Glykogendepots neuer Zucker herbeigeführt wird, wodurch die Zuckerkonzentration künstlich auf einer gewissen, ziemlich konstanten Höhe gehalten bleibt.

Die Aufrechterhaltung des dynamischen Gleichgewichts des Organismus ist in erster Linie ermöglicht durch dessen Aufbau aus den hochkomplizierten Kohlenstoffverbindungen und deren Wechselbeziehung mit den Fermenten. Die organischen Verbindungen sind einerseits ungeheuer energiereich, andererseits chemisch träge, so daß die Erhaltung eines bedeutenden, chemischen Potentials möglich ist. Andererseits aber wird durch die Fermente eine rasche und regulierte Entbindung dieser gewaltigen Energiemengen möglich, so daß im Bedarfsfalle dem Organismus die nötigen Energien prompt zur Verfügung stehen. Zur Beschleunigung des Tempos des den Organismus durchziehenden Energiestromes dient eine Reihe von Faktoren. Eine möglichst hohe Temperatur liegt wegen der beschleunigenden Wirkung auf die Reaktionsgeschwindigkeit im Interesse des Organismus, wobei freilich die Gerinnungstemperatur des Eiweißes eine obere Grenze setzt. Da weiter durch die Temperatur nicht nur die Reaktionsgeschwindigkeit, sondern auch die Reaktionskonstante sich ändert, erklärt sich der Vorteil thermoregulatorischer Einrichtungen. Ebenso muß rascherem Umsatz auch raschere Nachlieferung ins System ensprechen — daher die immer reichere Entwicklung von Lokomotions- und Zirkulationsorganen.

---

[1]) Man kann auch sagen, daß das chemische Gleichgewicht deshalb auf das Blut anwendbar ist (hinsichtlich der mit der Atmung zusammenhängenden Vorgänge), weil das Blut, zumindest der höheren Wirbeltiere mit kernlosen Erythrozyten, keinen nennenswerten, eigenen Stoffwechsel besitzt, und sich deshalb ein Gleichgewichtszustand herstellt.

c) Analyse des dynamischen Gleichgewichts

Nachdem wir versuchten, den stationären Zustand des Organismus energetisch zu charakterisieren, bleibt das grundlegende Problem der Ordnung der Vorgänge in ihm. Wie kommt es, daß die Bestandteile der durch die Fermente aufgespaltenen Nahrung immer wieder gerade den richtigen Platz im Gesamtorganismus einnehmen, so daß dieser sich im Stoffwechsel erhält? Welches ist das Prinzip der Koordination im Stoffwechsel? Das sind Fragen, die durch die Kenntnis der Einzelvorgänge noch keineswegs beantwortet sind[1]). Der bisher einzig geübten, analytischen Betrachtungsweise in der Physiologie: der Untersuchung der einzelnen physiko-chemischen Abläufe, wird die Zukunft eine synthetische an die Seite stellen müssen, welche den Zusammenhang der Prozesse untereinander und damit das eigentlich biologische Problem untersucht.

„Wie ist bei einem so ungeheuren Kräftechaos, bei diesem sinnverwirrenden Getriebe unzähliger Reaktionen die Erhaltung der Zelle möglich, der Bestand des Zellkörpers mit all seinen komplizierten und eigenartigen Strukturverhältnissen? Wie vermag diese ungeheure chemische Fabrik aus sich selber heraus bestehen zu bleiben? Wie ist es möglich, daß die ungemein fein differenzierte Labilität von chemischen Kraftspannungen sich immer wieder erneuert, ohne rasch zu zerfallen und in schneller Auflösung einem einfachen stabilen Gleichgewicht zuzueilen, das irreversibel ist. Sehen wir doch auch bei der getöteten Zelle, der natürlichen Tendenz alles sich selbst überlassenen physikalisch-chemischen Geschehens entsprechend, einen außerordentlich raschen Zerfall, einen ungezügelten regellosen Abbau aller Zellbestandteile eintreten, der in kurzer Zeit den Zellkörper völlig zerstört" (Kottje, 1927, S. 68).

Die Antwort, die man auf diese durchaus berechtigten Fragen etwa gibt (wenn man diese Frage überhaupt ins Auge faßt — was selten genug geschieht), ist im wesentlichen auch heute noch jene, die ihre klassische Formulierung bereits vor einem Menschenalter durch Hofmeister (1901) erhielt. Hofmeister wies auf die ungeheure Fülle von Reaktionen z. B. in der Leberzelle hin: sie bildet Glykogen aus Zucker und umgekehrt, erzeugt aus Aminosäuren und Ammoniak Harnstoff und Harnsäure, zerlegt Hämoglobin und führt den entstandenen Farbstoff unter Eisenabspaltung in Bilirubin über, produziert Cholinsäure und paart sie mit Glykokoll und Taurin, verbindet Phenole mit einem Schwefelsäurerest zu Esterschwefelsäure, vermag ihr zugeführte Gifte festzuhalten oder unschädlich zu machen u. s. f. In einer Zelle, deren Größe sich auf den hunderttausendsten Teil eines Stecknadelkopfes schätzen läßt, spielen sich also einige zehn, vermutlich aber noch viel mehr chemische Vorgänge nebeneinander ab. Diese Fülle von Reaktionen in engstem Raum ist ermöglicht durch das Vorhandensein zahlreicher kolloidal verteilter Fermente, die

---

[1]) „Es sollte nur... auf die große Komplexheit des Stoffwechselgetriebes nachdrücklich hingewiesen werden, damit wir bei aller Genugtuung über das bereits Erreichte oder im Hinblick auf das mehr oder minder bestimmt zu Erhoffende nicht übersehen, daß wir auch nach völliger Erklärung der Einzelvorgänge vom vollen Verständnis des Gesamtstoffwechsels einer Zelle noch himmelweit entfernt sind" (M. Hartmann, 1927, S. 258).

leicht in der Zelle Platz finden, und wobei sich die Zelle als komplizierte chemische Maschine denken läßt, in der — ähnlich wie es ja im Verdauungstraktus offenbar makroskopisch der Fall ist — eine gesetzmäßige Schaltung der fermentativen Prozesse statthat. Der ungestörte Verlauf der einzelnen Reaktionen in der Zelle aber wird, wie HOFMEISTER meinte, dadurch ermöglicht, daß diese durch die BÜTSCHLIschen Waben in getrennte Reaktionsgefäße unterteilt ist. Nun ist allerdings die letztere Vorstellung heute nicht mehr haltbar; jedoch berührt das den Grundgedanken nicht: in zahlreichen Fällen können Fermentreaktionen (in der Zelle so gut wie im Reagenzglas) nebeneinander verlaufen, ohne sich zu stören; und in jenen Fällen, wo tatsächlich eine gegenseitige Reaktionsstörung statthaben würde, braucht man dazu nicht mit HOFMEISTER eine direkte Scheidung durch semipermeable Wände anzunehmen, sondern die räumliche Trennung der Fermentreaktionen kann durch beliebige Affinitäten mechanischer, elektrischer oder chemischer Natur, Adsorption der Fermente an bestimmten Stellen ohne Vorhandensein von Scheidewänden u.s.f. gewährleistet sein (über das ungestörte Zusammenwirken mehrerer Fermente und die gegenseitige Reaktionsstörung vgl. bes. HÖBER, 1926, S. 857ff.).

Mit Obigem sind sicher im Prinzip richtig die Bedingungen angegeben, welche für das Bestehen des stationären, dynamischen Gleichgewichts der Organismen Voraussetzung sind. Nicht angegeben ist jedoch damit die für ein derartiges, in dynamischem Gleichgewicht befindliches System charakteristische Gesetzlichkeit. Zur Definition des Gleichgewichtszustandes des Organismus genügt nicht die Kenntnis der Einzelreaktionen abbauender und synthetischer Art, auch wenn diese unendlich weiter fortgeschritten wäre, als sie heute ist — genau so, wie die bloße Reaktionsgleichung Alkohol + Essigsäure = Ester + Wasser uns keinen Aufschluß über die Verhältnisse im chemischen System gibt, die erst durch die Formel des chemischen Gleichgewichts dargestellt werden. Nun vermag aber die letztere nicht den Zustand des Organismus zu charakterisieren. Erstens beziehen sich die physikochemischen Gleichgewichtsprinzipien auf stabile Gleichgewichtszustände in geschlossenen Systemen auf Grund umkehrbarer Reaktionen, während der Organismus ein von der echten Gleichgewichtslage in konstantem Abstand erhaltenes „dynamisches" Gleichgewicht eines offenen Systems ist, das als stationärer Zustand nicht umkehrbar ist. Dazu kommt noch ein zweites, sehr wichtiges Moment. Wir können wohl unbedenklich annehmen, daß viele Synthesen im Organismus fermentativer Natur sind — sei es, daß sie durch Reversionen hydrolysierender Fermentreaktionen, sei es, daß sie durch besondere, synthetische Fermente zustande kommen (obwohl über solche so gut wie nichts bekannt ist). Es ist aber sicher, daß diese Erklärung bestenfalls einen Teil der organischen „Assimilation" trifft. Katalysatoren können — wie schon erwähnt — lediglich die raschere Einstellung des Gleichgewichts bei an sich freiwillig verlaufenden Reaktionen bedingen; sie bringen jedoch keine neuen Energien in das System hinein. Bei unfreiwilligen Reaktionen ist jedoch eine Zufuhr äußerer Energie notwendig, und solche können durch die Gegenwart eines Katalysators allein

nicht in Gang gebracht werden. Die zu solchen unfreiwilligen Reaktionen nötige Energie kann entweder direkt aus der Außenwelt bezogen werden — das ist der Fall bei der Assimilation der grünen Pflanze. Aber auch beim Tier spielen unfreiwillige Reaktionen die bedeutendste Rolle; vermutlich sind die ganzen, hochkomplizierten Körper, welche die „lebendige Substanz" ausmachen, eben das Produkt von solchen. Derartige unfreiwillige Reaktionen sind nur dadurch möglich, daß sie mit freiwillig verlaufenden gekoppelt sind, indem die freiwillig verlaufende Reaktion die Energie für die erzwungene, synthetische liefert. Es ist damit zugleich die theoretische Rechtfertigung gegeben, warum „Bau-" und „Betriebsstoffwechsel" sich nicht trennen lassen.

In welcher Art kann nun die Erhaltung des dynamischen Gleichgewichts der Organismen charakterisiert werden? Wir haben damit vielleicht das schwierigste Problem in der ganzen Biologie aufgerollt. Bisher ist man diesem grundlegenden Lebensproblem meist sorgfältig aus dem Wege gegangen; wir glauben jedoch eine Formulierung desselben versuchen zu sollen, auf die Gefahr hin, daß diese vorläufig in mehr als einem Punkt unzureichend sein wird.

Wir fassen zusammen. Der Organismus bildet ein System, in welchem das Verhältnis der einzelnen Konstituenten innerhalb weiter Grenzen konstant erhalten wird. Das Verhältnis der letzteren ist nicht ein durch die üblichen, physikalisch-chemischen Gleichgewichtsprinzipien zu charakterisierendes, sondern das System erscheint als dynamisches Pseudogleichgewicht im Abstand von seiner Ruhelage gehalten. Das letztere beruht auf dem Charakter eines stationären Zustandes, der dem lebenden System zukommt, wobei die freiwerdenden Energien zur Einführung neuer Materien und Energien verwendet werden, welche den Strom des Geschehens aufrecht erhalten. In der doppelsinnigen Veränderung des lebendigen Systems in Assimilation und Dissimilation gibt sich, nach dem Ausdrucke v. Tschermaks (1916), sofern Abbau und Nachbau sich gerade das Gleichgewicht halten, ein Streben nach Erhaltung eines bestimmten Zustandes kund, indem der Nachbau der Beseitigung der Störung dient, welche im Abbau gelegen ist. Zur Definierung dieses Zustandes benötigen wir — analog wie für die chemischen Systeme — nicht nur die Formeln für die Einzelprozesse, sondern eine Formulierung, die seinen stationären Zustand in analoger Weise charakterisiert, wie der Gleichgewichtszustand geschlossener chemischer Systeme in der bekannten Formel ausgedrückt wird.

Die physikalische Chemie hat das Massenwirkungsgesetz bis jetzt fast nur auf „ruhende" chemische Systeme angewendet, und sie gibt uns darum kaum Aufschluß über die Gesetzlichkeit „dynamischer" Gleichgewichte. Diese Unterlassung ist vom Standpunkte des physikalischen Chemikers leicht verständlich; denn unter den bis jetzt angewendeten Versuchsbedingungen kommen stationäre chemische Zustände (wenn wir absehen von den Ionenwanderungen in elektrischen Elementen) nicht vor. Tatsächlich sind aber nach allgemeiner Auffassung stationäre (oder besser quasistationäre) chemische Systeme in der Natur realisiert — nämlich in Gestalt der lebenden Organismen, die sich im steten Wechsel ihrer

Bestandteile weitgehend konstant erhalten; und so darf uns jener Mangel nicht an dem Versuche hindern, theoretisch die in stationären, chemischen Systemen herrschenden Verhältnisse anzugeben — in der Hoffnung, daß auch deren experimenteller Nachweis, wenn das Problem einmal gestellt ist, sich erbringen lassen wird. Bei der unübersehbaren Komplikation des biologischen Phänomens können wir freilich vorläufig nichts anderes geben, als einfachste, gedankliche Modelle oder Schemata, in die aber einmal konkrete Ausdrücke einsetzbar werden.

Wenn wir ausgehen von einem System $a + b \leftrightarrows c + d$, so ist offenbar die einfachste Möglichkeit, dasselbe stationär zu erhalten, daß in der Zeiteinheit kontinuierlich ebenso viel reagierende Masse des a und b eingeführt wird, als sich in c und d umwandelt, und daß die entstehenden Reaktionsprodukte kontinuierlich austreten. Das Verhältnis zwischen den in dem System zu einem beliebigen Zeitpunkt t enthaltenen Gesamtkonzentrationen von a und b einer-, c und d andererseits ist dabei abhängig von den ursprünglich gesetzten Systembedingungen. Es kann z. B. das System so gedacht werden, daß alles entstehende c und d sofort austritt; andererseits aber kann die Anordnung so sein, daß das System von Anfang an eine mehr minder große Masse von c und d enthält. Unter allen diesen Bedingungen kann das System stationär sein, d. h. nach Inbetriebsetzung des stationären Zustandes werden die neuentstehenden Mengen des c und d entfernt, die dadurch verschwindenden Mengen des a und b nachgeliefert. Was sich bei diesen verschiedenen Bedingungen ändert, ist die Arbeitsfähigkeit des Systems: sie ist um so besser, je vollständiger die Reaktionsprodukte c und d aus dem System austreten.

Interessanter sind die Verhältnisse, die sich in einem stationären System einstellen müssen, wenn dessen Umsatz nicht repräsentiert wird durch eine einzige Reaktion, sondern durch ein Bündel von Reaktionen. Es sei z. B. ein stationäres System dargestellt durch die Gruppe von Reaktionen:

$$\begin{aligned} a &\rightarrow u \\ a_1 &\rightarrow u_1 \\ a_2 &\rightarrow u_2, \\ &\vdots \end{aligned}$$

wobei die Reaktionsprodukte als aus dem System austretend gedacht werden, so daß also die Umkehrung der Reaktionen vernachlässigt werden kann. Weiters seien a, a_1, a_2... durch reversible Reaktionen verbunden, so daß sie sich nicht nur in u, u_1, u_2..., sondern auch gegenseitig ineinander umwandeln können. Also:

$$\begin{aligned} a &\rightarrow u \\ &\downarrow\uparrow \\ a_1 &\rightarrow u_1 \\ &\downarrow\uparrow \\ a_2 &\rightarrow u_2. \\ &\vdots \end{aligned}$$

In diesem Fall haben wir eine Massenwirkung des a nicht nur in der Richtung auf u, sondern ebenso auch in der Richtung auf a_1, a_2... und

vice versa. D. h., angenommen, a sei im Übermaß im System vorhanden, indem in der Zeiteinheit mehr a in dasselbe eintritt, als zu u abfließen kann; dann wird der vorhandene Überschuß des a sich in a_1, a_2 . . . umwandeln und trotz des Überflusses des a das Verhältnis der Komponenten a, a_1, a_2 . . . konstant bleiben. Ebenso wie im echten, chemischen Gleichgewicht ein konstantes Verhältnis zwischen den einzelnen Komponenten besteht, das auch bei Vergrößerung oder Verkleinerung der Menge einzelner Komponenten wiederhergestellt wird, kann also auch in einem stationären System eine konstante und sich erhaltende Proportion der einzelnen Komponenten bestehen und erhalten werden. Anders ausgedrückt, wenn sich das System stationär erhalten soll, so muß zwischen den in ihm verlaufenden Reaktionen ein konstantes Verhältnis bestehen, derart, daß durch die aufbauenden Reaktionen jene Mengen der Systemkomponenten nachgeliefert werden, welche durch die abbauenden Reaktionen verschwunden sind. Dieses konstante Verhältnis braucht sich jedoch nicht auf die Mengen der ab- und aufgebauten Einzelstoffe zu beziehen, sondern — vorausgesetzt, daß die Systemkomponenten durch reversible Reaktionen verbunden sind — nur auf die Gesamtheit der ab- und aufzubauenden Stoffe. Wenn z. B. in der Reaktion r_a ein bestimmter Bruchteil eines Komponenten a in u, v . . . zerlegt wird, die schließlich aus dem System austreten, so ist natürlich der einfachste Fall, daß a direkt ins System nachgeliefert oder durch die a erzeugende Reaktion r_1 die verlorengegangene Menge von a geliefert wird, die zur Wiederherstellung des dynamischen Gleichgewichts der Komponenten ins System aufgenommen wird; aber es kann z. B. auch a_1 so vergrößert werden, daß es einen über die Ersetzung des in der Reaktion r_{a_1} verlorengegangenen Anteils hinausgehenden Überschuß besitzt; dann wird dieser Überschuß des a_1 sich in das fehlende a umwandeln. Konstant braucht also nicht das Verhältnis der einzelnen Reaktionen zueinander zu sein, sondern nur das Verhältnis der Gesamtheit in dem System ablaufender Reaktionen. In diesem Sinn können wir von einem „dynamischen" oder „stationären" Gleichgewicht sprechen.

Auf diese Weise können wir ein prinzipielles Verständnis dafür gewinnen, warum das Massenwirkungsgesetz nicht nur in geschlossenen, sondern auch in stationären Systemen ein konstantes Verhältnis der Komponenten herbeiführen muß, indem abgebaute Komponenten einerseits, wenn sie dem System durch Zufuhr von außen dargeboten werden, zur Wiederherstellung des gestörten, dynamischen Gleichgewichts aufgenommen werden, andererseits aber durch reversible Reaktionen innerhalb des Systems bei Abweichung vom dynamischen Gleichgewicht das letztere wiederhergestellt wird. Wir glauben, daß das die prinzipielle Grundlage der Konstanterhaltung des organischen Systems im Stoffwechsel ist, daß der Organismus und jeder Teil des Organismus bei in hohem Grade wechselnder und fremdartiger Zufuhr seine Zusammensetzung erhält, und, darüber hinaus, der organischen Regulation überhaupt, daß sich der Organismus als ein Gleichgewichtssystem betrachten läßt, das sich auch bei mehr minder bedeutender Störung wiederherstellt.

Vielleicht können ein paar schematische Beispiele die besprochene Erhaltung des dynamischen Gleichgewichts illustrieren. Wir wollen zunächst absehen, daß im Organismus gleichzeitig sich unendlich viele Reaktionen vollziehen und die Fiktion einführen, daß nur ein Komponent, a, im Prozeß verlorengegangen ist, während die übrigen Komponenten b, c u.s.f. unverändert bleiben sollen. Der Fall liegt nun sehr einfach, wenn der durch a bezeichnete Komponent in den aufgenommenen Stoffen $\mathfrak{N}$ enthalten ist; in diesem Fall wird sich der gestörte Systemzustand durch die Aufnahme des a wiederherzustellen streben.

Analoges gilt, wenn der dissimilierte Komponent a zwar nicht direkt in $\mathfrak{N}$ enthalten ist, aber durch den Abbau derselben, der etwa durch im organischen System vorhandene Fermente K bedingt werde, entsteht; er wird dann in genau analoger Weise ins System aufgenommen. Beispiel: der durch die Aufspaltung der Kohlehydrate der Nahrung entstehende Zucker ersetzt den veratmeten.

Der wichtigste Fall ist der, daß die aus $\mathfrak{N}$ durch deren Zerlegung entstehenden Verbindungen irgendeinem weiteren oder näheren Zerfallsprodukt des a gleich sind. a hat sich also zerlegt in m + n, das n weiter in o + p u.s.f. Die Zerfallsprodukte wurden im Prozeß verbraucht, die Endprodukte ausgeschieden. Zur weiteren Vereinfachung nehmen wir an, daß sich a nur ein einziges Mal veränderte, indem es sich in m + n zerlegte. n wurde im Prozeß weiter verbraucht, seine Endprodukte ausgeschieden. Wenn wir die auf diese Weise veränderte Komponente a etwa a′ nennen, so ist also a′ = a—n. In den Organismus tritt nun die Nahrung $\mathfrak{N}$ ein, d. h. ein hochkompliziertes Gemisch verschiedenartiger Verbindungen. Im Organismus seien Fermente K gegeben, welche die Nahrungsstoffe in verschiedenartiger Weise abbauen. Wie lange wird dieser Prozeß andauern? Nun, wenn unser Prinzip der Erhaltung des dynamischen Gleichgewichts des Organismus gilt, offenbar so lange, bis einige der Abbauprodukte identisch sind mit den dem Organismus fehlenden Komponenten, also in unserer symbolischen Schreibweise mit dem n, welches dem a′ fehlt, um wieder zu a zu werden. Das komplizierte Gemisch $\mathfrak{N}$, das wir als $\mathfrak{A} + \mathfrak{B} + \mathfrak{C} + \ldots \mathfrak{X}$ bezeichnen, wird in seinen einzelnen Bestandteilen abgebaut. Durch K wird etwa das $\mathfrak{A}$ zerlegt in $\mathfrak{a} + \mathfrak{b}$; $\mathfrak{b}$ sei identisch mit dem dissimilierten n des Organismus; dann wird sich dieses $\mathfrak{b}$ schleunigst mit dem a′ vereinigen und mit diesem wieder das normale a bilden. Auf diese Weise ist — in einem einfachsten schematischen Fall — der Forderung genüge getan, daß die abbauende Reaktion r_a durch die aufbauende r_1 paralysiert wird.

Denken wir uns den Vorgang in äußerster Komplizierung, die einzelnen Prozesse sich in mannigfachster Weise potenzierend, schneidend, überkreuzend, so können wir uns wohl vorstellen, wie die durch die Zerlegung der Nahrung gebildeten Produkte (beim Hungern die durch die Zerlegung der Reservestoffe entstehenden) wechselseitig die Lücken ausfüllen, die durch die Dissimilation gerissen wurden, wie also stets der ursprüngliche Systemzustand erhalten wird.

Das Prinzip ist immer das gleiche: die Nahrung wird solange abgebaut, bis die aus ihr entstehenden Stoffe nicht mehr spezifisch, sondern niederen Baustoffen des Organismus gleich sind. Daß dem so ist, wissen wir ja: etwa bei der Proteolyse der Metazoen wird solange abgebaut, bis unspezifische Aminosäuren entstanden sind, die im Blut kreisen, und wovon die Zellen diejenigen „elektiv" entnehmen, die sie zur Synthese ihrer spezifischen Eiweißstoffe benötigen.

Es erscheint so möglich, die Koordination der Prozesse, die bisher kaum anders als durch eine vitalistische Entelechie verständlich schien, durch die Systemerhaltung des Organismus prinzipiell zu begreifen. Über die Mittel und Wege der einzelnen Prozesse ist damit nichts ausgesagt und will nichts ausgesagt sein; unser Prinzip soll nur einigermaßen Aufschluß geben über die Verzahnung, über das Zusammenpassen der einzelnen Vorgänge, welches gerade das eigentliche „Wesen" des Lebens ausmacht, und welches in den Formeln für die Einzelprozesse nicht zum Ausdruck kommt.

Wir haben auf diese Weise auch eine Erklärung für die „Autonomie" des Stoffwechsels, daß trotz in hohem Grade fremdartiger oder wechselnder Ernährung der Organismus stets seine artspezifische Konstitution bewahrt: dadurch nämlich, weil die Nahrung solange abgebaut wird, bis artunspezifische Produkte entstanden sind, aus denen nach dem Systemprinzip die arteigene Substanz regeneriert wird.

Endlich ist zu beachten, daß dieser doppelseitige Wechsel von Assimilation und Dissimilation deshalb ein spezifischer Lebensprozeß ist, weil er nur an dem System Organismus ablaufen kann. Gewiß, wir können fermentative Abbauprozesse jederzeit in vitro zeigen — aber eben die spezifischen Aufbauprozesse nicht, die den Gesamtzusammenhang des Systems voraussetzen.

d) Polyphasische Prozesse; Irreversibilität

Der stationäre Zustand ist seinem Wesen nach irreversibel. Wenn ein Wasserstrahl zur Zeit t_1 aus den Teilchen a, b, c... besteht, so sind zur Zeit t_2 die Teilchen a—n abgeflossen, und neue müssen an ihre Stelle getreten sein, damit das Gebilde stationär bleibt. Wenn im chemischen Gleichgewicht bei Störung des Ruhezustandes die Reversion der von links nach rechts verlaufenden Reaktion eintreten kann, indem die „Endprodukte" dieser Reaktion sich in die „Ausgangsprodukte" zurückverwandeln, so ist das im stationären Zustand unmöglich, da die „Endprodukte" aus dem System austreten.

Wir haben als erste grundlegende Lebenscharakteristik die stationäre Erhaltung des organischen Systems im Wechsel der Materien und Energien — den Stoff- und Kraftwechsel — betrachtet. Um sich stationär erhalten zu können, muß jedoch — wie schon erwähnt — der Organismus selbsttätig immer neue Betriebsmittel aus seiner Umgebung in sich aufnehmen. So tritt an die Seite des Stoff- und Kraftwechsels die zweite große Gruppe von Lebensvorgängen, die Reizerscheinungen, durch

welche in erster Linie die Erhaltung und Wiederherstellung des dynamischen Gleichgewichts durch die Aufnahme neuer Materien und Energien vermittelt wird, und durch welche andererseits bei bleibenden Störungen des Gleichgewichtszustandes durch Veränderungen der Umgebung der Organismus sich auf eine neue, den letzteren im allgemeinen angemessene Gleichgewichtslage einspielt, sich „anpaßt", so daß er nun auch bei geänderten Bedingungen existenzfähig bleibt. Wir werden die Reizerscheinungen im 2. Bde. besprechen. Zu einem großen Teil gehören die Reizerscheinungen energetisch zu einer Gruppe eigenartiger Prozesse, die dem stationären Ablauf superponiert sind.

Dem irreversiblen Prozeß, der durch den stationären Zustand des Organismus repräsentiert wird, sind nämlich zahlreiche polyphasische Prozesse (Hirsch, 1929) aufgelagert, die als solche natürlich auch irreversibel sind, aber einen eigenartigen Charakter tragen: von einem Anfangszustand ausgehend, werden innerhalb einer bestimmten Zeit chemische und physikalische Änderungen durchgemacht, die am Ende der Periode wieder zu jenem Anfangszustand zurückführen, worauf der Prozeß von neuem beginnt. Solche polyphasischen Prozesse sind im Organismus in größtem Umfang gegeben: angefangen von den Zyklen der Herz-, Atem-, Verdauungstätigkeit zur Tagesperiodik des Schlafens und Wachens, zu den Sexualperioden, den Jahresperioden von Tieren und Pflanzen. Mit Zwaardemaker (der diese Prozesse etwas mißverständlich „Kreisprozesse" nennt) können wir sie einteilen in periodisch-automatische (Herz-, Atem-, Verdauungsautomatismen), die sich eine unbestimmte Zahl von Malen von selbst (d. h. aus „autonomen", im betreffenden Teil selbst liegenden Ursachen) wiederholen, und in die finitiven, bei denen, wenn sie an den Ausgangspunkt zurückgekehrt sind, erst eine besondere (heteronome, außerhalb des bezüglichen Teiles gelegene) Ursache vorhanden sein muß, um den Prozeß wieder in Gang zu bringen (Arbeit der Muskeln, Drüsen, Reflexbogen); wobei natürlich zwischen beiden alle Übergänge vorhanden sind. Bei diesen polyphasischen Prozessen entsteht die von Hirsch aufgeworfene Frage: wie kann eine Phase wiederholbar sein, wenn sie nicht reversibel ist? Insoweit diese polyphasischen Prozesse materielle Wandlungen darstellen, hat Hirsch diese Frage plausibel beantwortet. Ein derartiges System soll nach Verlauf der „Strukturfolge" a→n von neuem den Prozeß mit a beginnen. Diese Wiederholbarkeit kommt in erster Linie dadurch zustande, daß die Prozesse nicht isoliert stehen, sondern Teile eines übergeordneten Systems sind. Dieses höhere System ist dadurch gekennzeichnet, daß es nach Ablauf von n in seiner Totalität nicht wechselt, sondern regeneriert. Das regenerierende System kann dabei in der Größenordnung sehr verschieden sein; ein Mikromerensystem, z. B. Sekretion der Galle in der Leber, die nur an bestimmten kleinen Bezirken erfolgt, während in derselben Zelle an anderer Stelle andere Funktionen herrschen; ein einzelliges System, so daß also gewisse Zellteile ausfallen und von Regenerationsherden innerhalb der Zelle neu gebildet werden (z. B. Vorderdarmdrüse bei *Helix*); ein Organ, so daß Zellen ausfallen und durch neue Zellen ersetzt werden, die in die Anfangsstruktur eintreten (holokrine

Sekretion). In unserer Ausdrucksweise gesprochen: die Tendenz zur Erhaltung des Systemzustandes im übergeordneten System ist die Voraussetzung dafür, daß die Teilsysteme irreversible Wandlungen durchlaufen und nach ihrem Verbrauch in der Endphase ersetzt werden.

Selbstverständlich gilt die Bezeichnung des Systemzustandes des Organismus als „stationär" nur in erster Annäherung. Sie ist berechtigt, wenn wir kürzere Perioden des Lebens eines „erwachsenen" Organismus betrachten; also z. B. bei der Untersuchung des Metabolismus, wo eine derartige Abstraktion wissenschaftlich berechtigt und nützlich ist. Natürlich „entwickelt" sich aber der Organismus aus einem Keim, „wächst" zum vollentwickelten Zustand, „altert" und „stirbt" schließlich. Der Prozeß als ganzer ist also nicht als „stationär", sondern nur als „quasistationär" zu bezeichnen; d. h. das dynamische Gleichgewicht des Organismus unterliegt Wandlungen, die aber relativ so langsam verlaufen, daß wir für bestimmte Forschungszwecke von ihnen absehen können. So kommen wir zu der dritten Gruppe grundlegender Lebenserscheinungen, die man als „Formwechsel" zusammenzufassen pflegt: ontogenetische Entwicklung, Wachstum, Altern, Tod, Fortpflanzung, Vererbung und — über den Einzelorganismus und den sich meist durch viele Generationen wiederholenden Rhythmus seiner individuellen Entwicklung hinaus — stammesgeschichtliche Entwicklung.

Was die „Entwicklung" anlangt, so wirkt hier ein zweites, grundlegendes Prinzip, nämlich das der „Erhöhung der Organisationsstufe" (vgl. S. 330f.) hinein. Das Wachstum werden wir im 2. Band behandeln. Die irreversiblen Altersveränderungen sind mit der Irreversibilität des stationären Zustandes als solchem eng verknüpft. Die Voraussetzung der Erhaltung des stationären Zustandes des Organismus ist, daß der dissimilatorische Verlust an chemischem Potential von einem assimilatorischen Potentialhub gleicher Stärke kompensiert wird. Kann das nicht vollständig geleistet werden — etwa durch die Wirkung der entropischen Tendenz der Aufbaumaterialien (s. u.) — so werden die folgenden Potentialhübe immer kleiner werden, das System also vom dynamischen Gleichgewicht immer stärker abweichen und sich der Verteilung des stabilen Gleichgewichts annähern, so daß schließlich ein Minimum an Potential unterschritten wird, dessen der Organismus zur ferneren Aufrechterhaltung seines Betriebes bedarf — der Organismus stirbt. Anders ausgedrückt, das Verhältnis der Dissimilation zur Assimilation wird immer mehr zuungunsten der letzteren verschoben — der Organismus atrophiert. Vielleicht kann auch die Autolyse beim Tode darauf zurückgeführt werden, daß durch das Wegfallen der durch die „Zellarbeit" gesetzten Widerstände nun die „herrenlos" gewordenen, regellos durcheinanderwirkenden Fermente im Anstreben des stabilen Gleichgewichts das Gebäude des Organismus zerstören. Das ist der Fall sowohl beim natürlichen Tode wie z. B. auch bei erfrorenen Pflanzen in dem bekannten, zu vitalistischen Gedankengängen ausgenutzten Beispiel Palladins.

Das Leben ist — wie man längst erkannt hat — eine „Nekrobiose", ein „allmählicher Tod". Dieses Moment ist es, das man mit Betonung als

„Irreversibilität" des Lebensvorganges bezeichnet. Indem man weiter die Erhaltung des überindividuellen Systemzustandes der Art ins Auge faßt, kann man die Lebenszyklen der Individuen als polyphasische Prozesse in einem übergeordneten System ansehen. Es liegt ja in dem Wesen des Organischen, daß es nicht nur „dynamisches Gleichgewicht", sondern auch „hierarchische Ordnung" ist. Die hierarchische Ordnung macht sich dadurch geltend, daß das, was im Rahmen eines Systems als irreversibler Prozeß mit Entstehung, Altern und Tod erscheint, im Rahmen des nächst übergeordneten, sich dynamisch erhaltenden Systems eine Phase eines sich wiederholenden Geschehens darstellt: Entstehung und Vergehen von Zellteilen sind im Rahmen der Zelle, von Zellen im Rahmen des Organismus, von Einzelorganismen im Rahmen der Art und Biozönose polyphasische Prozesse in dem nächst höheren, im Wechsel der Teile sich erhaltenden System. Selbstverständlich kann man aber — wie es bei jedem Gesetz möglich ist — zum Zwecke der Analyse beliebig viele Stufen überspringen, und so, wie wir es getan haben, Abbau und Aufbau der chemischen Stoffe im Gesamtorganismus als Ausdruck des dynamischen Gleichgewichts betrachten.

Auch in der Phylogenese mag man — wie es schon Haeckel in seiner Lehre von der Epakme, Akme und Parakme getan hat — wie bei den Einzelorganismen ein Entfalten, Blühen und Verwelken annehmen. Auch in Dollos Gesetz von der Irreversibilität der phylogenetischen Entwicklung ist dies Moment enthalten.

Es liegt nahe, jene kleinen Änderungen, die schließlich zum Zusammenbruch des Systems führen, die Irreversibilität des Lebensvorganges, mit dem allgemeinsten Prinzip der Irreversibilität auf physikalischem Gebiete, dem Entropieprinzip, in Verbindung zu bringen. Altern und Tod würde also dann den Übergang zu fortschreitender Entropie bedeuten. Das würde heißen, daß das ursprünglich labile, chemische System zu immer größerer Stabilität gelangt, die endlich den „natürlichen Tod" bewirkt, während die Befruchtung die Reaktivierung zu neuerdings höchst labilen Zuständen bedeutete. Růžička hat diesen Vorgang kolloidchemisch als Hysteresis, fortschreitende Verdichtung der Zellkolloide und damit verbundene Verminderung der freien Energie, zu erfassen versucht; eine chemische Vorstellung davon bedeutet die „Cyklisation" von Pictet, nach welcher die fortschreitende Entropie des lebendigen Systems sich durch die immer ausgedehntere Bildung von Ringmolekülen ausspricht, die geringere Aktivität und freie Energie besitzen als die Verbindungen mit offenen Ketten. Wir kommen auf diese Theorien im zweiten Bande zurück. Erwähnt sei aber, daß eine derartige Auffassung nicht nur für die individuelle, sondern auch für die phylogenetische Entwicklung möglich ist. Blagoveschenski (1929) hat über die „phylogenetische Hysteresis" nähere Vorstellungen entwickelt. Er geht aus von der eigenartigen Verteilung der Alkaloide im Pflanzenreich; diese finden sich einerseits bei den Spitzenfamilien der phylogenetischen Reihen, andererseits bei Formen, die archäischen und primitiven Charakter bewahren und damit ebenso die früh erfolgte Vollendung einer phylogenetischen Reihe verraten; Ähnliches

gilt für die Gattungen innerhalb von Familien, bei denen nicht alle Gattungen Alkaloide haben. Alkaloide sind nun komplexe, aromatische Verbindungen von sehr hoher Stabilität und ihre Ansammlung daher ein Zeichen chemischer Senilität, von „phylogenetischer Hysteresis". Durch das Auftreten von großen Mengen solcher stabiler Verbindungen wird die Reaktionsfähigkeit des Protoplasmas vermindert und damit die möglichen Entwicklungswege eingeschränkt — ebenso wie nach PICTET der Tod des Protoplasmas verbunden ist mit der Stabilisierung der Proteinmoleküle unter Bildung von Ringverbindungen. Es gibt also, gekennzeichnet durch die Quantität zyklischer Verbindungen, „chemisch alte" und „chemisch junge" Gruppen. Eben darum war vermutlich die Variabilität der Organismen in früheren geologischen Epochen größer als heute, weil die seinerzeitigen, relativ unstabilen Systeme durch mannigfache Impulse aus der Außenwelt in stabilere und wahrscheinlichere übergingen. Im Zusammenhang mit der Anhäufung stabiler Komplexe mußte die Labilität sinken, bis zum völligen Erstarren und Auslöschen der Arten (ROSAS Regel von der progressiven Reduktion der Variabilität). Auf diese Weise strebt der Evolutionsprozeß nach BLAGOVESCHENSKI der Verminderung der freien Energie zu, d. h. auf wahrscheinlichste Gleichgewichtszustände; die wahrscheinlichsten Systeme sind die reichsten an zyklischen Verbindungen; in jeder phylogenetischen Reihe kann man Stadien von Jugend, Reife und Greisenalter unterscheiden, wobei sich die Plastizität vermindert.

Viertes Kapitel

Der Aufbau des Lebendigen

I. Einleitung

Es ist wohl eine der sonderbarsten Erscheinungen im Bereiche der organischen Natur, daß alle Lebewesen, die uns in einer so verwirrenden Verschiedenheit entgegentreten, gebildet sind durch die Abwandlung und die verschiedenartige Kombination eines einzigen Elements, dessen charakteristische Eigenschaften und Funktionen in der ungeheuren Entwicklungslinie von der Amöbe zum Menschen, von der wenige Tausendstel Millimeter messenden Kleinalge zum tausendjährigen Baume sich kaum verändert haben.

Es liegt nicht in unserer Absicht, einen Umriß der Geschichte der Zellenlehre zu geben. Diese findet sich dargestellt in den üblichen Lehr- und Handbüchern, zumal in ausgezeichneten Schilderungen der Werke von Wilson (1925) und G. Hertwig (1929). 1839 erschien die berühmte Untersuchung von Schwann „Über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen", worin die allgemeine Zellnatur des Lebendigen, der tierischen so gut wie der pflanzlichen Gewebe statuiert, jede Zelle als ein Individuum, ein selbständiges Ganzes aufgefaßt und die Grundlage der Lehre vom „Zellenstaat" gegeben wurde. Schwanns Auffassung blieb richtungsgebend für die großartige Entfaltung der zytologischen Entdeckungen in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts (Mohl: Begriff des Protoplasmas; Schultze: klassische Definition der Zelle; Brückes „Elementarorganismen"; Strukturtheorien; Strasburger, Flemming u. a.: Mitose; O. Hertwig: Befruchtung; Flemming: Reduktionsteilung; Köllicker, Weismann: Annahme der Vererbungssubstanz im Kern); sie kam in der „Zellularpathologie" Virchows, der „Zellularphysiologie" Verworns zu prägnantem Ausdruck. Die „Artzelle" (O. Hertwig), spezifisch verschieden bei den verschiedenen Arten, erscheint in ähnlicher Weise als letzte biologische Stoffeinheit, wie für den Chemiker die Atome. An diese klassischen Formulierungen schließt sich die moderne Zytologie, als deren wesentliche Tendenz angegeben werden darf, daß sie über die bisherige, morphologische Betrachtungsweise hinausgeschritten ist und innige Verknüpfungen zu Nachbarwissenschaften, vor allem einerseits der physikalischen Chemie, andererseits der Vererbungslehre, eingeht.

Auch die Schilderung der zytologischen (und allgemein mikroskopisch-anatomischen) Methoden gehört nicht in den Bereich der theoretischen Biologie (man

vgl. neben den üblichen Handbüchern die umfassende und ausgezeichnete Übersicht von G. Hertwig, 1929). Bloß eine Frage muß hier eine kurze Erwähnung finden: nämlich das „Artefaktproblem".

Die großartige Entwicklung der Zytologie im späten 19. Jahrhundert ist innig verknüpft mit der Ausbildung der modernen Fixierungs- und Färbungstechnik; am fixierten und gefärbten Präparat wurden in erster Linie alle Feinheiten der Struktur und des Lebensprozesses der Zelle entdeckt, deren Studium während des Lebens erst mit viel größeren Schwierigkeiten, viel später oder überhaupt nicht möglich gewesen ist. In jeder Fixierung liegt aber die große Gefahr, daß durch die bei ihr vorliegende Fällung des Zellinhaltes die bestehenden Strukturen in unkontrollierbarer Weise verändert oder Kunstprodukte erzeugt werden, die im Leben überhaupt nicht vorhanden waren. Es war A. Fischer, der in seiner berühmten Untersuchung (1899) das Artefaktgespenst den Histologen in seiner ganzen bedrohlichen Größe vor Augen führte. Er ließ die üblichen Fixierungsmittel auf Lösungen von chemisch reinen Eiweißstoffen einwirken, und zeigte, daß je nach dem angewendeten Fixierungsmittel Ausfällungen in äußerst wechselnder Form erfolgen. Allgemein läßt sich sagen, daß, wo es sich um gröbere Strukturverhältnisse, den Aufbau von Geweben und Organen, wohldefinierte Zellstrukturen wie die Chromosomen handelt, die sich aus der Fixierung ergebenden Fehlerquellen von geringerer Bedeutung sind; sie werden gefährlich bei kleindimensionalen und wenig charakteristischen Gebilden, wie Granula, Netz-, Faden-, Schaumstrukturen, bei denen es die sorgfältigste Untersuchung fordert, ob und wie sie schon im Leben präformiert sind oder sich als kolloidale Fällungen durch die Fixierung einstellen. Zahlreiche, sorgfältige, moderne Untersuchungen haben diese Fehlerquellen studiert und kritisiert.

Analoge Schwierigkeiten treten bei der Färbung auf. Die Tatsache, daß ein bestimmter Farbstoff die eine Struktur mehr, die andere weniger oder gar nicht färbt, mußte dazu führen, aus der Färbung Schlüsse auf die Wesenheit der gefärbten Strukturen zu ziehen. Es ergeben sich zwei grundlegende Möglichkeiten, die der chemischen und der physikalischen Theorie der Färbung. Nach der ersteren (P. Ehrlich, Heidenhain u. a.) ist die Färbung in erster Linie eine chemische Reaktion, so daß ihr Ausfall Schlüsse über die chemische Zusammensetzung der gefärbten Struktur ermöglicht. Man schloß also aus gleicher färberischer Reaktion auf Übereinstimmung der Zusammensetzung (z. B. Chromidien). Speziell die elektive Färbung mit Farbgemischen schien für diese Annahme zu sprechen. Nach der zweiten Auffassung (Fischer, v. Möllendorf u. a.) ist die Färbung vorwiegend ein physikalischer Vorgang. Wiederum A. Fischer hat in seiner Untersuchung der chemischen Theorie den Boden entzogen. Auf Grund seiner Studien an fixierten Granula aus chemischen einheitlichen Eiweißpräparaten zeigte er, daß nur physikalische Momente (Größe der Granula, Reihenfolge der Anwendung der Farben, Konzentration und Diffusionsgeschwindigkeit der Farbstoffe u.s.f.) für das Bild bei Mehrfachfärbungen ausschlaggebend sind. Durch neuere Untersuchungen ist die physikalische Auffassung der Färbung bedeutend vertieft worden: so hat v. Möllendorf die Bedeutung des Dispersitätsgrades des Farbstoffes und der Porengröße für den Ausfall der Färbung nachgewiesen, ebenso die Bedeutung der Ausflockung kolloidaler Farbstoffe durch entgegengesetzt geladene Kolloide; Bethe hat auf die wichtige Rolle des ph für die Färbung hingewiesen; Pischinger (im Anschluß an Keller) die Rolle der Ladung des Farbstoffes und des Substrats und damit des isoelektrischen Punktes des letzteren für den Ausfall der Färbung studiert (über die Theorie der Färbung vgl. bes. das scharf kritische Referat v. Möllendorfs, 1924).

Von den modernen, chemischen Theorien dürfte ein Hinweis auf die von Unna (1928) angebracht sein. Seine Methode ist die einer Folge von Lösungsmitteln und

Farbstoffen (Chromolyse) ohne vorhergehende Fixierung (Gefriermaterial), durch welche eine sukzessive Abtragung der verschiedenen „Stockwerke" der Zelleiweiße und damit Entfall der entsprechenden Färbbarkeit erfolgen soll. Dazu kommt noch die Unterscheidung von „Sauerstofforten" und „Reduktionsorten"; der Farbindex für Reduktionsorte ist Kaliumpermanganat, für Sauerstofforte der Farbumschlag von Rongalit- (= Methylen-)Weiß. Diese Unnasche Stockwerktheorie ist aber bedeutenden Einwänden ausgesetzt. Auch die chromolytische Untersuchungsmethode (Gefrieren, Behandlung der Schnitte mit konzentrierten Farb-, Salzlösungen, Säuren) setzt sehr bedeutende physikalische Veränderungen, so daß aus dem Ausbleiben der Färbung auf eine Auflösung färbbarer Eiweißkörper nicht geschlossen werden kann. Eine ähnliche Kritik gilt auch für Unnas Aufdeckung von Sauerstoff- und Reduktionsorten; unter der Einwirkung des Gewebes entsteht aus dem hochdiffusiblen Kaliumpermanganat ein brauner, hochkolloidaler Farbstoff, der sich nach den allgemeinen, von v. Möllendorf für die „Durchtränkungsfärbung" aufgestellten Regeln im Gewebe verteilt; es ist also der Beweis nicht erbracht, daß die durch Kaliumpermanganat braun gefärbten Strukturen der Sitz der Reduktionswirkung sind (vgl. neuerdings auch Gutstein, 1929).

Jedenfalls spielt bei der Färbung eine längst nicht durchschaute Vielheit von chemischen, physikalischen und physikalisch-chemischen Momenten eine Rolle: Adsorption, Strukturdichte des Substrats und Dispersitätsgrad des Farbstoffes, elektrische Ladung beider, chemische Affinität, wobei als besonders erschwerend betont werden muß, daß wir zwar die eine Komponente des Färbeprozesses, die Farblösung, leidlich gut, die andere, das zu färbende Substrat aber höchst mangelhaft kennen.

Die Zelle ist die „Lebenseinheit" insofern sie das kleinste bekannte, selbständig lebensfähige System ist; Karyoplasma und Zytoplasma sind für sich nicht lebensfähig. Auch heute noch dürfen wir die Zelle mit Schultze als eine „Protoplasmamasse mit einem Zellkern darin" beschreiben. Zur Einteilung der in der Zelle vorhandenen Strukturen hat G. Hertwig (1927, 1929) — im Anschluß an A. Meyer und Heidenhain — einen ansprechenden Vorschlag gemacht. Es ist nicht mehr die schwer zu beantwortende Frage zu stellen: was ist in der Zelle lebendig, was tot?, sondern: was sind in der Zelle Teilkörpersysteme[1]), was nicht? Daß den Teilkörpersystemen unter den Bestandteilen der lebenden Zelle eine höhere Rolle zukommt, ist selbstverständlich, ohne daß dabei die Bedeutung der letzteren Bestandteile zur Ermöglichung des Lebens geleugnet zu werden braucht. So sind z. B. Wasser und Salze, ohne selbst Teilkörpersysteme zu sein, doch für das Leben der Zelle unentbehrlich, indem sie die Teilkörpersysteme erst in den für das Leben nötigen, physikochemischen Zustand versetzen. Es ist also zu unterscheiden: 1. die lebende Masse (Teilkörpersysteme) = Protoplasma (Zytoplasma, Zellkern, Plastiden), dadurch ausgezeichnet, daß sie sich nur durch Teilung vermehren; 2. die ergastischen Gebilde, „mikroskopisch erkennbare Formelelemente der Zelle, welche in oder an dem Protoplasten vollständig neu entstehen können und aus relativ einfachen, anorganischen oder organischen chemischen Verbindungen oder Gemengen derselben in gasförmiger, flüssiger oder fester Form bestehen" (Meyer); 3. Gebilde, die

[1]) Hertwig spricht meist vom Teilkörpermaterial; wir haben uns die kleine, anscheinend nützliche Änderung erlaubt.

offenbar aus Teilkörpermaterial entstanden sind, sich aber nicht mehr in die Ausgangsform zurückbilden können: metaplasmatische Gebilde (Zilien, Muskel- und Nervenfibrillen). Allerdings ist es — wie wir sehen werden — oft schwierig, zu entscheiden, ob in den Zellen beobachtete Gebilde Teilkörpersysteme oder ergastische Gebilde darstellen.

2. Der Zellkern

a) Das Vorhandensein des Kernes. Es ist sonderbar, daß — so einfach man jedem durch einen Blick ins Mikroskop zeigen kann, was ein Zellkern ist — dennoch eine befriedigende Definition desselben nicht existiert. In Ermanglung einer besseren setzen wir die Definition von Bělař (1926) hierher: „Kern ist jedes vom Zytoplasma abgegrenzte Gebilde, in dem bei seiner Teilung Chromosomen auftreten." Diese Definition von Bělař ist insofern nicht ganz korrekt, als sie amitotisch sich teilende „Kerne" (z. B. die Makronuklei der Infusorien) vernachlässigt; sie mag aber — bis zur Aufstellung einer besseren — beibehalten werden, da sie das wesentliche Element im Kern, nämlich die als Träger der Vererbung gedachten Chromosomen, hervorhebt.

Nur für Cyanophyzeen, Bakterien und ultravisible Viren ist die Frage nach dem Vorhandensein des Kernes noch nicht völlig gelöst. Bei den Cyanophyzeen findet sich ein mit verschiedenen, stark färbbaren Körnern ausgestatteter Zentralkörper (Zentralplasma), der von einer peripheren Zone, dem von Assimilationspigmenten durchtränkten Chromatoplasma umgeben ist. Das Zentralplasma wurde früher als Kern gedeutet, zumal bei der Teilung chromosomenartige Gebilde auftreten. Von A. Fischer wurde aber gezeigt, daß die sich färbenden Bestandteile des Zentralkörpers Reservestoffe sind, so daß dessen Kernnatur zweifelhaft ist. Immerhin dürfte das Zentroplasma mit seinen Plastenapparaten einen „offenen" Zellkern darstellen, der mit den eigentlichen Kernfunktionen noch die Rolle von „Kohlehydratplasten" vereinigt, während das umgebende eigentliche Zytoplasma mit seinem Gehalt an Assimilationspigmenten den Chromatophoren der höheren Pflanzen entspricht.

Hinsichtlich des Bakterienkernes (Sammelreferat: Pietschmann, 1931) stehen sich mehrere, gegensätzliche Anschauungen gegenüber. Die erste will die Existenz winziger Kerne in Ein- oder Mehrzahl sichergestellt haben; bei verschiedenen Bakterien wurden kleine, färbbare Körperchen gefunden, die sich von Reservematerial wesentlich unterscheiden, bei der Sporenbildung den Mittelpunkt der Sporenanlage einnehmen und sich unter Umständen in ähnlicher Weise wie sonst kleine, schwer analysierbare Zellkerne teilen (Vejdovsky, A. Meyer). Eine zweite, häufig vertretene Anschauung (Guilliermond) nimmt keine kleinen, typischen Kerne, sondern „aufgelöste" Kerne als Kernäquivalente der Bakterien an; das gesamte Chromatin soll gewissermaßen in Form von kleinen Körnchen unregelmäßig in der ganzen Zelle verteilt sein. Eine dritte Anschauung will keinerlei Kern in den Bakterien anerkennen (Fischer, Migula u. a.). Eine gesunde Grundlage der Lehre vom Bakterienkern wird vielleicht

geliefert von Schumacher (1926), der sich von dem auch für tierische Zellkerne nicht ausnahmslos geltenden Grundsatz frei macht, daß die präsumptiven Bakterienkerne unbedingt Nukleinsäure enthalten müssen. Wenn man die Möglichkeit anerkennt, daß es Nukleinsäure enthaltende Protoplasmen und nukleinsäurefreie Kerne geben kann, so sei damit ein wesentlicher Fortschritt zur Erkennung des Bakterienkernes getan. Nach Schumacher bildet im Bakterienkern nicht die Nukleinsäure, sondern eine saure Substanz aus der Lipoidreihe mit basischen Eiweißkomponenten die Karyoproteide. Es wäre wohl auch die Frage berechtigt, ob man tatsächlich recht tut, apriori den Bakterienkern als besonders „primitiv" und „ursprünglich" anzusehen; es wäre ebensogut denkbar, daß die Bakterien und Bakterienkerne eher als „aberrant", „bizarr" zu betrachten sind, wie es zweifellos für Protistenkerne in weitem Umfang zutrifft (vgl. unten S. 230).

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß vermutlich alle Zellen Kerne oder Kernäquivalente besitzen, was im Einklang mit der hohen Bedeutung der Kerne für das Zelleben und speziell die Vererbung steht.

b) Chemie des Kernes. Mit der chemischen, kolloidalen und morphologischen Struktur des Kernes kommen wir in ein Gebiet, in welchem üppige Spekulation weitaus die geringe Menge gesicherter Kenntnisse überwuchert.

Klassisch sind die makrochemischen Untersuchungen von Miescher, Kossel u. a.: bei großen Mengen geeigneter Zellen (Spermien, Thymuszellen, Blutzellen) wurde durch Verdauung das Protoplasma beseitigt, so daß nur die Kerne übrigblieben. Diese bestehen fast ausschließlich aus „Nuklein", das in stickstoffhaltige Nukleinbasen (Protamine in den Spermienköpfen, Histone bei Vogelblutkörperchen, Thymus, Echinodermenspermatozoen) und Nukleinsäure aufgespalten wurde. Es wurde darum vielfach angenommen, daß der Gehalt an Nukleoproteiden für den Kern charakteristisch sei; häufig wurden diese mit dem „Chromatin" identifiziert. Es ist aber fraglich, ob dieser Schluß berechtigt ist; so wurden z. B. bei der Analyse des Coccids *Eimeria gadi* überhaupt keine Nukleoproteide nachgewiesen. Es ist darum heute die allgemeine Anschauung, daß die Nukleinsäure keineswegs unbedingt für den Kern charakteristisch ist; wie sie einerseits im Kern fehlen kann, so sollen andererseits protoplasmatische Reservesubstanzen („Volutin", A. Meyer) hauptsächlich aus Nukleinsäure bestehen. Wahrscheinlich wird also die eigentliche „Teilkörpersubstanz" des Kernes nicht durch die Nukleinsäure, sondern durch den Proteinanteil repräsentiert. Diese Auffassung entspricht der biologischen Erwägung: die Nukleinsäure ist bei den verschiedenen Tieren und Pflanzen ziemlich gleich — im Gegensatz zu den ungeheuer variablen Proteinen, so daß die Differenzen zwischen verschiedenen „Chromatinen" wohl nicht im Nukleinsäure-, sondern im Proteinanteil liegen.

c) Kolloidaler Zustand des Kernes. Ebenso ungeklärt ist die zweite Frage, die nach der kolloidalen Struktur des Ruhekernes. Schon die Frage, ob der Kerninhalt solartig flüssig oder gelartig fest ist, ist für verschiedene Objekte verschieden beantwortet worden, und es wird eben-

sowohl „Sol-" wie „Gelkerne" geben, was ja bei der Labilität des protoplasmatischen Polydispersoids nicht verwunderlich ist. Theoretisch wichtiger ist die Frage nach der Struktur des Ruhekerns. Die kolloidchemische Untersuchung (Schaede, 1927; Strugger, 1930) zeigt den Ruhekern — von etwaigen Nukleolen abgesehen — als ein komplexes System zweier Phasen — Karyotin und Karyolymphe —, wobei das erstere in letzterer dispergiert ist. Infolge von Schwankungen des Dispersitätsgrades des Karyotins, die sich durch Außenfaktoren (z. B. Behandlung mit verschieden konzentrierten Kaliumnitratlösungen) bestimmen lassen, ergibt sich das Bild eines optisch leeren Kernes, des Kernes mit zahlreichen ultramikroskopischen, in Brownscher Bewegung befindlichen Teilchen, endlich bei Ausflockung des Karyotins das bekannte Kerngerüst. Daraus folgt, daß die im fixierten Ruhekern auftretenden, netzigen und fädigen Strukturen Artefakte darstellen. Dafür spricht, wenn Mascré an mit Formol fixierten, pflanzlichen Ruhekernen andere Strukturen findet als in mit Säure fixierten, wenn Raabe bei Amöbenkernen, Brodersen bei Gewebskernen der Maus erst nach der Fixierung Strukturen auftreten sah (vgl. Noll, 1928). Demgegenüber stehen die Anschauungen anderer Autoren. So meint z. B. Martens (1929), daß die Einwirkung des Fixierungsgemisches (Bouin, Benda) keine gröberen Veränderungen im Kern hervorruft, sondern das schon vital existierende Fadenwerk und die Körnchen nur deutlicher sichtbar macht; die Anschauung, daß die lebenden Kerne homogen und das Kerngerüst ein Fixierungsprodukt sei, wird als unhaltbar bezeichnet. Besonders nachdrücklich ist neuerdings für die Existenz der Struktur des Ruhekerns G. Hertwig (1929) eingetreten. Er gesteht zu, daß wahrscheinlich für die überwiegende Mehrzahl der lebenden Kerne der Satz gültig ist, daß in ihnen keine Strukturen sichtbar sind; andererseits aber weist er den Schluß zurück, daß nun alle Strukturen des Ruhekerns nur Artefakte der Gerinnung und Ausfällung seien; dagegen sprechen nach ihm zwei Momente: erstens ist es möglich, diese Strukturen auf verschiedene Weise in annähernd gleicher, spezifischer Form darzustellen; vor allem nicht nur durch eiweißfällende Reagenzien, sondern durch alle Schädigungen, die mit der „vitalen" Zelluntersuchung verknüpft sind (z. B. Sauerstoffmangel, Mikrodissektion) und so reversible Schädigungen und Vergröberungen schon vorhandener Strukturen hervorrufen; zweitens aber wird die Deutung der Kernstrukturen als artifizielle Gerinnungsprodukte unmöglich, wo sie einen „organologischen" Charakter haben (im Ruhezustand in vital optisch leeren Kernen durch Färbung nachweisbare Chromosomen in den Keimbläschen der Amphibien und Selachier, Synapsisstadien, Chromozentren bei Pflanzen und Prochromosomen: neuestens Schiller, 1929, Dauerchromosomen bei *Capparis*). Wenn also auch im einzelnen die Entscheidung, was artifiziell, was vital präformiert ist, schwierig sein mag, so zweifelt Hertwig nicht, daß das Kerngerüst als solches auch im Ruhekern vorhanden ist, wobei die Chromatinfäden freilich infolge der Identität ihres Brechungsindex mit dem der umgebenden Kernsubstanz vital unsichtbar bleiben, aber durch Beschädigungen ebenso wie durch die Fixierung verdeutlicht werden können, wie

sie in der Prophase der Mitose auch ohne Beschädigung sichtbar werden. Die Beantwortung der Frage nach der Ruhestruktur ist heute rein davon abhängig, ob der einzelne Forscher von der Kolloidchemie oder von der Histologie und Genetik herkommt.

d) Morphologie des Kernes. Diese ungeklärten Verhältnisse der Chemie und des kolloidalen Zustandes der Zellkerne sind der Hauptgrund dafür, daß dessen Morphologie ein Gewirr sehr revisionsbedürftiger Begriffe ist. Die Morphologie des Zellkernes ist bei ihren klassischen Vertretern ausgegangen vom fixierten und gefärbten Präparat, dessen bei vitaler Beobachtung häufig unsichtbaren Strukturen man heute sehr mißtrauisch gegenübersteht.

1. Chromatin. Nach der Fixierung erscheint im Kern das Kerngerüst. Bei Behandlung mit basischen Farbstoffen erweist sich ein Teil desselben, wie auch manche Nukleolen, als färbbar, während ein anderer Teil des Kerngerüstes, andere Nukleolen und der Kernsaft ungefärbt bleiben. Die sich mit basischen Farbstoffen färbende Substanz nannte Flemming „Chromatin" und identifizierte es mit der nukleinhaltigen Substanz des Kernes; ihm gegenüber steht das achromatische Kerngerüst oder „Linin". Heidenhain (1907) wies nach, daß — besonders bei gleichzeitiger Anwendung von basischen und Säurefarbstoffen (Biondi-Gemisch) — verschiedene Anteile des Kernes gefärbt werden; er nannte diese Basi- (entsprechend dem Flemmingschen „Chromatin") und Oxychromatin, und sah sie als Abwandlungen derselben Substanz an; den dann noch ungefärbt bleibenden Rest nannte er „Linin".

Diese färberischen Definitionen unterliegen den Einwänden gegen die chemische Färbungstheorie. Es kann darum nur eine biologische Definition gegeben werden, die mit Bělař formuliert sei: „Bei der Unmöglichkeit, das Chromatin mikrochemisch exakt zu charakterisieren, müssen wir uns begnügen, mit diesem Namen alle diejenigen Strukturen des Ruhekernes zu belegen, die sich mit basischen Teerfarbstoffen intensiv färben, soweit die morphogenetische Analyse der Kernteilung nicht zeigt, daß sie am Aufbau der Chromosomen unbeteiligt bleiben. Eben diese morphogenetische Analyse zwingt uns aber andererseits, in vielen Fällen Strukturen, die sich färberisch entgegengesetzt oder neutral verhalten, ebenfalls als Chromatin zu bezeichnen, sobald nämlich der Nachweis erbracht ist, daß sie genetisch mit den Chromosomen zusammenhängen." Gegen diese Definition ist einzuwenden, daß sie das Chromatin, die „färbbare" Substanz, einigermaßen nach dem Muster „lucus a non lucendo" definiert. Es empfiehlt sich daher, nach Tischlers (1922) Vorschlag, den Ausdruck „Karyotin" einzusetzen, wobei der Name „Chromatin" dort beibehalten werden mag, wo es sich nur um die Bezeichnung der Färbbarkeit ohne weitere Konsequenzen handelt.

2. Nukleolarsubstanz. Der zweite Bestandteil des Ruhekernes ist die Nukleolarsubstanz („Plastin"). Einer färberischen Charakterisierung setzen sich analoge Schwierigkeiten entgegen. Die „echten" Nukleolen oder Plasmosomen sind charakterisiert durch ihre Färbbarkeit mit sauren Farbstoffen; ihnen gegenüber stehen die basophilen „Chromatin"-Nukleolen

oder Karyosomen. Oxyphile und basophile Nukleolen sind aber wahrscheinlich nur verschiedene Zustandsformen derselben Nukleolarsubstanz. So ist die biologische Definition von Bělař noch die beste, welche diejenigen gefärbten Bestandteile des Ruhekerns als Nukleolen bezeichnet, die sich nicht am Aufbau der Chromosomen beteiligen. Wahrscheinlich ist die Nukleolarsubstanz nicht Teilkörper-, sondern ergastisches Material, wobei freilich ihre Bedeutung (Exkret-, Sekretstoffe, Reservematerial, Sauerstoffort nach Unna) ganz unklar ist.

3. Als drittes Kernelement kommt hinzu die Grundsubstanz oder Karyolymphe, der Anteil des Kernes, der weder Karyotin noch Nukleolarsubstanz ist.

4. Zu diesen drei sichergestellten Kernbestandteilen kommt noch ein zweifelhafter und einer von vermutlich nicht allgemeiner Verbreitung. Das problematische Element ist das schon erwähnte Linin oder Achromatin der Autoren, das Kerngerüst, in welchem die Chromatingranula suspendiert sein sollen. Heute betrachtet man das Achromatin als artifizielles, durch die Fixierung in der Karyolymphe entstehendes Fällungsprodukt.

5. Endlich weist die Tatsache der Nichtmischbarkeit des Ruhekerns mit dem Protoplasma trotz Flüssigkeit seines Inhaltes auf die Existenz einer besonders gekennzeichneten Grenzschicht, „Kernmembran" im physikalischen Sinn hin. Sie ist oft auch im Leben gut sichtbar und kann gelegentlich ansehnliche Dicke erreichen, tritt aber nicht immer als morphologisches, sichtbares Strukturelement auf.

e) Physiologie des Kernes. Wir haben in den bisherigen Ausführungen das allgemein übliche Wort „Ruhekern" für den Kern in der Interphase gebraucht. Dieser Ausdruck führt jedoch sehr leicht zu Mißverständnissen; wie bereits Peter betonte, sollte man nicht vom „Ruhekern", sondern vielmehr vom „Arbeitskern" sprechen. Es wäre darum vielleicht besser, den neutralen Ausdruck „Interphasenkern" zu wählen. Es ist wiederum eine der Paradoxien der Zellenlehre, daß — so sicher die Unerläßlichkeit des Kernes für das Zelleben ist — wir doch sehr wenig über seine physiologische Wirksamkeit wissen. Daß der Zellkern im Mittelpunkt des Zellgeschehens steht, ist selbstverständlich. Kernlose Fragmente sind des selbständigen Lebens nicht fähig; bei kernlosen Stücken von Einzellern geht zwar die Pseudopodien- und Flimmerbewegung noch längere Zeit fort, aber Nahrungsaufnahme und Verdauung sind nicht mehr möglich. Die Teilnahme des Kernes am Stoffwechsel spricht sich manchmal in seiner Form aus (netzförmige Kerne im Nährgewebe von *Bombus*, Oberflächenvergrößerung des Kernes in der Richtung der Eintrittsstelle von Nährmaterial im Eifollikel bei *Dyticus*, hirschgeweih- oder netzartige Kernformen bei Drüsenzellen u.s.f.). Aus der Lagerung des Zellkernes haben schon Haberlandt und Korschelt erschlossen, daß seine Funktion mit den Entwicklungsvorgängen der Zelle eng verknüpft ist. Der Kern befindet sich stets an den Orten stärksten Wachstums (z. B. bei Verdickungen der Epidermis in der Mitte der Verdickung, in den an der Spitze wachsenden Wurzelhaaren an der Spitze des Haares). Besonders eindrucksvoll ist die Wanderung der Kerne zu Orten stärkster Zelltätigkeit, z. B.

bei Verletzung der Zellen. Das Vorkommen von zweierlei Kernen bei den Infusorien, wobei die Mikronuklei nur bei der Zellteilung und Konjugation in Funktion treten, spricht für die Bedeutung des Makronukleus für die vegetativen Leistungen der Zellen auch dort, wo er nicht von dem generativen Teil gesondert ist, also bei den übrigen Tieren und Pflanzen. Für die Beziehungen zwischen Kern und Plasma spricht vor allem die Kernplasmarelation (vgl. unten). Die wichtige Rolle des Kernes für die Wachstums- und Differenzierungsprozesse geht besonders aus den Experimenten mit Radiumbestrahlung hervor (vgl. G. Hertwig, 1927).

Welcher Art aber die „Rolle des Kernes im Zellgeschehen" (Krüger, 1926) ist, darüber ist nur wenig Sicheres bekannt. Ausgebreitete Kenntnisse besitzen wir lediglich über die Bedeutung des Kernes als Vererbungsträger, worauf an dieser Stelle nicht eingegangen werden soll. Entkernte Pflanzenzellen vermögen keine neue Zellulosehaut zu bilden (*Spirogyra*, Pfeffer). Für Drüsenzellen (Pankreas, *Drosera*) läßt sich histologisch und färberisch zeigen, daß der Kern Stoffe an das Zellplasma abgibt; auch für die Spinndrüsen der Schmetterlingsraupen, die Zementdrüsen der Cirripedien u. a. wurde der nukleäre Ursprung der Sekrete aufgezeigt — wenngleich bei typischen Drüsenzellen vermutlich der Ursprung der Sekrete ein ganz anderer ist. Loeb hat den Kern als ein Oxydationszentrum der Zelle, Unna als oxydasereichen „Sauerstoffort" angesehen. Demgegenüber weist aber G. Hertwig (1927) darauf hin, daß nach den Untersuchungen von Warburg der Sauerstoffverbrauch der Seeigelblastomeren etwa nur doppelt so groß ist wie derjenige des befruchteten Eies, obwohl die gesamte Kernmasse während der Furchung auf ca. das Tausendfache gestiegen ist. Daß der Kern wohl „Fermente und Hormone" zur Regulierung der Zelltätigkeit abgibt, ist eigentlich selbstverständlich; indessen ist diese Behauptung vorläufig bloß eine Bemäntelung unserer Unwissenheit.

Daß zwischen Kern und Plasma ein lebhafter Stoffaustausch dispersen Materials stattfindet, muß wohl angenommen werden; sicher trägt dieser hochgradig elektiven Charakter. Die relative Unabhängigkeit des Kernes gegenüber dem Protoplasma ist gezeigt durch die Impermeabilität der Kernmembran für K-, PO_4-, Cl-Ionen, die im Kern fehlen; bei Vitalfärbung bleiben die Kerne ungefärbt, bei der Anwendung von Narcoticis zeigen sie noch Bewegungserscheinungen, wenn das Zytoplasma schon gelähmt ist. Sehr zweifelhaft ist aber der Austritt geformter Substanz aus dem Kern, das zur Aufstellung der „Chromidienlehre" führte. Es darf heute wohl als sicher gelten, daß die als „Chromidien" zusammengefaßten Gebilde von sehr verschiedener Natur sind, und daß die meisten mit Chromatinsubstanz nichts zu tun haben. Was die „trophischen" Chromidien anlangt, so haben sich die meisten hierhergehörigen Befunde als Mißdeutungen erwiesen, und nur in wenigen Fällen — den bereits erwähnten Drüsenzellen — ist die Abgabe geformter Substanz aus den Kernen wahrscheinlich. Bei den sog. „generativen" Chromidien handelt es sich, wie z. B. bei den Thecamöben, um bloße Reservesubstanzen, in anderen Fällen (Foraminiferen und Radiolarien), bei denen eine Auswanderung von Chromatin-

substanzen aus großen Kernen und Neuentstehen von kleinen Kernen aus diesen „Chromidien" angenommen wurde, um die Aufteilung eines großen polyenergiden Kernes. Da die Chromidienlehre heute wohl überholt ist, dürfen wir auf die ausführliche Kritik M. Hartmanns (1925, vgl. auch G. Hertwig, 1929; Cowdry, 1924) verweisen.

3. Die mikroskopischen Strukturen des Zytoplasmas

An dieser Stelle sollen nur die geformten Strukturelemente im Zytoplasma besprochen werden.

a) Zentralapparat. Die Zentralkörper bedeuten bei der Mitose häufig den Ausgangspunkt der Spindelpole und sind oft noch von einer Polstrahlung umgeben; sie sind charakterisiert durch ihre Fortpflanzungsfähigkeit durch Teilung. Unter dem Oberbegriff „Zentralkörper" oder „-apparat" lassen sich am passendsten die Begriffe des Centriols und Centrosoms einordnen, indem im ersteren Fall der Körper aus einem kleinen Körnchen oder (meist) Doppelkörnchen (Diplosom), im zweiten Fall aus einer ausgedehnteren Plasmaansammlung mit oder ohne scharf abgegrenztes Centriol besteht. Gewöhnlich sind die Centriolen extranukleär gelegen, können aber auch intranukleär sein. Sie sind allgemein verbreitet bei Tieren und niederen Pflanzen, fehlen aber bei höheren Pflanzen.

Aus der Tatsache, daß die Zentralkörper bei der Teilung erblich übertragen werden und aus ihrer Persistenz während der Ruheperiode schlossen bereits van Beneden und Boveri, daß sie ein beständiges und selbständiges Zellorgan, also ein Teilkörpersystem, seien. Andererseits hat man bei künstlicher Parthenogenese (Echinodermen) mit den verschiedensten Methoden und sogar aus kernlosen Eifragmenten zahlreiche Cytasteren erhalten, deren manchmal vorkommende Zentralkörnchen sich ebenso wie typische Centriolen verhalten. In eikernlosen Hälften des Tritonkeims hat neuerdings Fankhauser (1929) überzählige Strahlungen erhalten, die sich teilen, zwischen denen sich sogar eine Spindel ausbilden kann, so daß es durch Einschneiden einer Furche zur Bildung kernloser „Zellen" kommt. Freilich hat speziell Vejdovsky für *Ascaris*-Eier gezeigt, daß sich das Spermacentriol während der Reifeteilungen des Eikernes vielfach teilt, so daß im Eiplasma Centriolen verstreut liegen. Es ist noch keine Einigung darüber erreicht, ob die Centriolen sich nur durch Teilung fortpflanzen oder de novo entstehen können.

Die Funktion der Centriolen ist nicht auf die Mitose beschränkt. Bei den Flagellaten erscheint der Zentralkörper als ein Basalkorn, Blepharoplast, oder eine Gruppe von solchen dort, wo die Geißel entspringt; es stehen noch andere Strukturen („Kinetonukleus", „neuromotorischer Apparat") mit ihm in Verbindung.

Verschiedene Forscher, vor allem M. Hartmann (1925) unterschieden in der Zelle zwei Komponenten, die sich genetisch von Zellteilung zu Zellteilung verfolgen lassen: die genetische Komponente, die Chromosomen, und die lokomotorische, die Centriolen und die achromatischen Kern-

bestandteile; beide zusammen bilden die Kernenergide (Kritik bei Bělař, 1926).

b) Mitochondrien. Nachdem Flemming seine Faden-, Altmann seine Granulatheorie des Protoplasmas aufgestellt hatten, wurden — zumal durch die Forschungen von Benda und Meves — in zahlreichen tierischen und pflanzlichen Zellen geformte plasmatische Gebilde nachgewiesen, welche den Namen Mitochondrien (Plastosomen) erhielten, und mit den von jenen Autoren angegebenen Strukturen zum Teil identisch waren. Es sind Gebilde von sehr wechselnder Form (Fäden, Körnchen, massive Körper, Netzwerke u. a.), die sich in günstigen Fällen lebend beobachten lassen. Aus dem Verhalten gegenüber Lösungs- und Fixierungsmitteln und Färbungen geht hervor, daß die Mitochondrien hauptsächlich aus Phosphorlipoiden mit einem Proteinbeitrag bestehen. Ein spezifisches Reagens ist die Supravitalfärbung mit Janusgrün. Die Mitochondrien sind von weitester Verbreitung und in den verschiedensten Zellen der meisten Tier- und Pflanzenstämme nachgewiesen. Sie sind am zahlreichsten in embryonalen Zellen und ihre Zahl geht im allgemeinen beim Fortschritt der Differenzierung zurück.

Bei der Zellteilung sind zwei verschiedene Arten der Mitochondrienverteilung unterschieden worden: sie werden entweder in sehr charakteristischen Formen (Fäden oder Ringen, *Paludina*, Skorpione) um die Teilungsfigur versammelt und in annähernd exakter Weise auf die Tochterzellen aufgeteilt; oder sie bleiben durch das Zytosoma verteilt und gelangen so in die Tochterzellen. Die Fälle, wo eine Teilung einzelner Mitochondrien angegeben wurde, sind problematisch, da es sich bei den beschriebenen, biskuit- und sanduhrähnlichen Formen ebensowohl um Aneinanderlagerung zweier kugelförmiger Mitochondrien handeln kann. Man hat früher die Mitochondrien als permanente, sich durch Teilung fortpflanzende Zellorgane angesehen und in ihnen sogar zytoplasmatische Erbträger erblickt (abschließend: Meves, 1918); die heute meist angenommene Auffassung betrachtet sie als ergastisches Material, Reservestoffe („Allinante", A. Meyer).

Auch funktionell hat man den Mitochondrien die größte Bedeutung zugeschrieben, vor allem angenommen, daß aus ihnen Fibrillen (Neuro-, Myofibrillen), sowie pflanzliche Plastiden entstehen. Freilich sind diese Annahmen unbewiesen; die erste, weil die Abnahme der Mitochondrien bei der Differenzierung ebensowohl ihren Verbrauch als Reservestoffe wie ihre Umbildung in die Differenzierungsprodukte bedeuten kann; die zweite, weil die kleinsten Plastiden embryonaler Zellen sich schwer von den Mitochondrien unterscheiden lassen. Nach Cowdry (1924) gibt es nicht weniger als 80 Substanzen, an deren Bildung man die Mitochondrien beteiligt glaubte; außer den genannten Plastiden und Fibrillen u. a. Pigmente, Sekrete, Granula, Glykogen, Harnstoff u. s. f. Viele dieser Annahmen sind sicher falsch, die anderen nicht gesichert. Nach der Elektosomentheorie von Regaud wirken die Mitochondrien, indem sie Stoffe der Umgebung auswählend lösen und in verschiedene Produkte verwandeln. Sicher liegt wohl eine Bedeutung der Mitochondrien darin, daß sie ein durch die Adsorption für die Zellprozesse wichtiges Oberflächensystem darstellen. Be-

achtenswert ist die von JOYET-LAVERGNE (1929) im Zusammenhang mit seiner Lehre von der chemischen Sexualisation gemachte Entdeckung, daß das Chondriom reich an Glutathion ist, so daß demselben eine Rolle in den Oxydations-Reduktionsprozessen der Zelle zufallen dürfte. Daß die Mitochondrien wohl eine große Bedeutung für die Zelle haben, geht aus ihrer sorgfältigen Verteilung bei der Mitose hervor.

c) GOLGI-Apparat. GOLGI stellte zuerst in Nervenzellen netzartige Strukturen dar, die er als Netzapparat bezeichnete. Spätere Forschung zeigte, daß derartige Gebilde im Bereiche tierischer Zellen außerordentlich verbreitet sind; dabei stellte sich heraus, daß die von GOLGI beschriebenen und für Wirbeltierzellen charakteristischen Netzstrukturen kein notwendiges Merkmal derselben sind, sondern daß entsprechende Gebilde in Zellen von Wirbellosen in sehr verschiedengestaltiger, „diffuser" Form auftreten können. Wir können daher nicht mehr von einem „Netzapparat", sondern nur von einem „GOLGI-Apparat" sprechen. „Der GOLGI-Apparat ist die Summe der mit Silber oder Osmium imprägnierbaren, von den eventuell mitimprägnierbaren Mitochondrien durch morphologische und topographische Eigentümlichkeiten meist gut unterschiedenen Zellbestandteile" (JACOBS, 1927).

Eine große Schwierigkeit der Erforschung des GOLGI-Apparates liegt darin, daß er in der lebenden Zelle nur in seltenen Fällen (z. B. *Helix*, KARPOVA, 1925) sichtbar ist, wobei sich in letzteren Fällen allerdings herausstellt, daß das vitale Bild mit dem fixierten übereinstimmt. WALKER und ALLEN (1927) haben freilich in mit Osmiumsäure behandelten Gemischen aus Eiweißstoffen und Lipoiden Gebilde erhalten, welche dem GOLGI-Apparat in der Zelle frappant ähneln. Gegen den artefakten Charakter des Apparates spricht die doch sehr charakteristische Form und topographische Lagerung desselben in den Zellen und die gleichförmigen Ergebnisse bei verschiedenen Techniken an demselben Objekt. Aus der Imprägnierbarkeit des GOLGI-Apparates (ebenso wie der Mitochondrien) schließt man auf dessen Lipoidgehalt. Es ist wahrscheinlich, daß im GOLGI-Apparat zwei verschiedene Anteile zu unterscheiden sind: „osmiophile" und „osmiophobe" Substanz, nicht imprägnierbarer „Apparatinhalt" und imprägnierbare „Apparathülle" (HIRSCHLER).

Der GOLGI-Apparat fehlt fast keiner Metazoenzelle (abgesehen von hinfälligen Gebilden wie Erythrozyten); bei Pflanzen ist er in typischer Form nicht vorhanden.

Bei der Zellteilung zerbricht der GOLGI-Apparat in kleine Stücke, die annähernd gleichmäßig auf die Tochterzellen verteilt werden („Dictyokinese"); auf eine exakte Halbierung kommt es dabei offenbar nicht an. Der GOLGI-Apparat wird heute meist als ein konstanter Zellbestandteil angesehen, der nur aus vorhandenem Material und nicht de novo entstehen kann („Teilkörpersystem").

Die universelle Verbreitung des GOLGI-Apparates läßt vermuten, daß ihm eine wichtige Rolle für das Zelleben zukommt. Einigermaßen sichergestellt ist seine Beziehung zur Sekretion. Sie ergibt sich erstens aus der topographischen Lagerung des Apparates, die in Beziehung steht zur

Richtung des Sekretstromes (bei Wirbeltierdrüsen im allgemeinen zwischen Kern und Drüsenlumen, was allerdings für die diffus verteilten Golgi-Körper der Wirbellosen nicht zutrifft). Zweitens erscheint die Masse des Golgi-Apparates verschieden entsprechend der sekretorischen Tätigkeit verschiedener Zellarten und verschiedenen Tätigkeitsstufen derselben Zellart. Drittens ergibt sich die Bedeutung des Golgi-Apparates für die Zellsekretion aus der Beziehung seiner Lage zu derjenigen der Sekretgranula: die ersten Sekretgranula treten in dem von ihm eingenommenen Plasmabezirk auf, von wo sie ins Plasma übertreten und endlich als flüssige Absonderung ins Lumen übergehen (vgl. z. B. Nassonov, 1926; Jacobs, 1928). Allerdings steht keineswegs fest, daß jede Sekretion in Beziehung zum Golgi-Apparat steht; die Möglichkeit einer Entstehung von Sekreten durch den Zellkern, frei im Grundplasma oder durch Mitochondrien bleibt offen.

d) Vakuom. Die große Verbreitung und das Interesse am Golgi-Apparat der tierischen Zelle mußte dazu reizen, nach homologen Gebilden in der Pflanzenzelle zu suchen. Ein Weg schien dazu durch die Vitalfärbung gegeben: nach Parat können in jeder Zelle auf diesem Wege zwei charakteristische Strukturen nachgewiesen werden, das „Chondriom", die Summe aller mit Janusgrün, und das „Vakuom", die Summe aller mit Neutralrot färbbaren Strukturen. Untersuchungen an der Pflanzenzelle zeigen, daß wenigstens in jungen Zellen das Vakuom, das Vakuolensystem (Erbsenwurzel, Guilliermond) mit den Golgi-Apparat-Methoden dargestellt werden kann; man glaubte deshalb im Vakuom das Homologon des Golgi-Apparates der tierischen Zellen gefunden zu haben. Der letztere wäre also ein System von Vakuolen, deren Inhalt mit Neutralrot färbbar und nach gewissen Fixierungen mit Osmium und Silber imprägnierbar ist. Dieses System von Parat, Painlevé und Guilliermond wird freilich wohl von allen nichtfranzösischen Forschern mit triftigen Gründen abgelehnt (zur Kritik vgl. Jacobs, 1927; G. Hertwig, 1929).

e) Plastiden. Als Plastiden oder Chromatophoren werden die unter dem Namen Chloro-, Chromo-, Leuko-, Amyloplasten u.s.f. bezeichneten Formelemente zusammengefaßt. Sie werden allgemein als Teilkörpersysteme angesehen, wie aus ihrer aktiven Teilung und ihrem Übergang von Zelle zu Zelle hervorgeht. Ob Plastiden aus Mitochondrien entstehen können, ist unsicher.

f) Osmiophile Plättchen. Durch Anwendung der Osmiumimprägnation hat Bowen (1928/29) in Pflanzenzellen kleine, osmiophile Scheibchen nachgewiesen, die ein charakteristisches Strukturelement zu sein scheinen, sich anscheinend durch Teilung erhalten und bei der Mitose auf die Tochterzellen verteilt werden. Unsere Kenntnis über diese Gebilde ist noch gering.

Wie aus unserer knappen Übersicht hervorgeht, zeigen die tierischen und pflanzlichen Zellen im ganzen eine überraschende Gleichförmigkeit ihres Aufbaues. Nicht direkt vergleichbar erscheinen nur die Plastiden auf pflanzlicher, der Golgi-Apparat auf tierischer Seite.

g) Zu den angeführten Strukturelementen der Zelle kommen noch die mannigfachen metaplastischen Gebilde, die aus der Umbildung protoplasmatischer Elemente entstehen und in erster Linie die „Differenzierung" der Zellen ausmachen. Als Hauptgruppen dieser metaplastischen Gebilde sind zu nennen: 1. Granula (der Pigment-, der Drüsenzellen). 2. Fibrillen, unter diesen weiter zu unterscheiden: a) Tono- oder Widerstandsfibrillen; diese bilden in einzelligen Formen (Spermien, Infusorien) ein „inneres Skelett", um das sich der Zellkörper als Plateausche Figur anordnet (vgl. die Ergebnisse Koltzoffs, ausführliches Referat bei Hartmann, 1925); in der Metazoenzelle gehören dazu die Tonofibrillen der Epithelzellen und des mesenchymalen Systems (darunter: Silberfibrillen, kollagene Fibrillen); b) kontraktile Fibrillen, Myofibrillen (der glatten und gestreiften Muskeln); c) Neurofibrillen. Endlich 3. die verschiedenartigen Grenzschichten der Zelle, angefangen von der sich aus kolloidchemischen Gründen bildenden und nur physiologisch durch ihre Semipermeabilität und im Mikrodissektionsexperiment sich verratenden Haptogenmembran bis zu Grenzplasma, Pellikula, Membran und Kruste. Die Bildung dieser Strukturen überschreitet zum großen Teil das zelluläre Gebiet im engeren Sinn und geht in die Probleme der Grundsubstanz über. Die Vorgänge der Fibrillenbildung sind im wesentlichen analog innerhalb der einzelnen Zelle und von Syncytien, innerhalb des eigentlichen Zelleibes, des meist als die Grundlage der späteren Grundsubstanz angesehenen „Exoplasmas" und der Grundsubstanz selber. Unter Hinweis auf die neueren, zusammenfassenden Darstellungen (Studnička, 1929; Wassermann, 1929) seien lediglich die hauptsächlichen Hypothesen über die Genese der metaplastischen Strukturen aufgezählt: 1. Plastosomentheorie (aus der Umbildung von Mitochondrien); 2. Chromidientheorie; 3. kolloidchemische Theorie (durch die Ordnung von Mizellen); 4. Umbildungstheorie (durch eine — nicht weiter eingeschränkte — Umbildung des Protoplasmas). Der Sinn dieser Hypothesen dürfte aus dem bereits oben über Mitochondrien und Chromidien Gesagten, sowie aus den späteren Betrachtungen über die Genese der Grundsubstanz (S. 258) klar hervorgehen.

h) Ergastische Gebilde. Die Hauptgruppen der ergastischen Einschlüsse („Ante" nach Meyers Bezeichnung) sind: Zellsaft- (Zellsaftvakuolen), Fett-, Kohlehydrat- (Stärke, Glykogen, Zellulose), Eiweiß- (Eiweißkristalle, flüssige oder zähflüssige Eiweißtropfen in der Zelle, z. B. Dotter, Nissl-Granula?), anorganische Salzante (Salzkristalle) (vgl. bes. A. Meyer, 1920).

4. Die Mitose

Die Aufgabe, den gegenwärtigen Zustand unserer Vorstellungen über die Mitose zu skizzieren, ist nicht leicht. Wir haben erstens jene ungeheure Fülle deskriptiver Beobachtungen, welche die histologische Forschung an fixierten und gefärbten Präparaten seit vielen Jahrzehnten angehäuft hat. Zweitens haben wir jene theoretischen Konzeptionen über die Mitose, die

im wesentlichen in der zweiten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts entwickelt wurden, und die sich beim tieferen Eindringen in die Probleme mehr und mehr als unzureichend herausgestellt haben. Drittens aber kann man sagen, daß wirklich tragfähige Unterlagen zur Erkenntnis der Kausalzusammenhänge der Mitose erst recht jungen Datums sind — nämlich nicht älter, als die Einführung der Lebensbeobachtung, des Experiments und der physikalisch-chemischen Betrachtungsweise in das Gebiet der Teilungsforschung. Die letzteren Ergebnisse sind aber noch recht unentwickelt und vielfach widerspruchsvoll.

Die neuere Forschung hat gezeigt, daß erstens in dem Phänomen „Mitose" eine große Zahl von Einzelkomponenten steckt, die nicht nach einem Schema zu behandeln sind, und daß dasselbe zweitens recht verschiedenartige Formen besitzt, für die eine einheitliche Erklärung noch nicht gefunden ist. Wir können darum gegenwärtig nichts anderes, als die einzelnen Teilprozesse der Mitose herausschälen und ihre gegenseitigen Beziehungen — ihre Abhängigkeit oder Unabhängigkeit voneinander — klarzustellen trachten.

a) Einteilungsprobleme

Wir verdanken dem ausgezeichneten Referat Wassermanns (1929) eine klare Einteilung der verschiedenen Typen der Mitose, die nicht mit gleichem Maß gemessen werden können, und deren Mechanik — und damit auch die zu fordernden Erklärungen — beträchtliche Unterschiede aufweist. Wenn wir von den später kurz zu behandelnden Protozoen absehen, so ergeben sich für die Vielzeller drei Haupttypen der Mitose:

1. Die Metaphasenspindel. Sie ist in der einfachsten Form gegeben in der Mitose der Zellen der höheren Pflanzen: eine Mitose ohne Zentren, die Spindel entsteht erst in der Metaphase im Gefolge der Kernauflösung in dem früher vom Knäuel eingenommenen, jetzt mit „Mixoplasma" (s. u.) erfüllten Raum.

2. Die Zentralspindel. Scharf zu unterscheiden von der Mitose mit Metaphasenspindel ist jene, in der als wesentliche Komponenten der Teilungsfigur Zentren (Centriolen, Centrosomen) vorhanden sind. Rings um das Centrosom entsteht die Astrosphäre; die verdoppelten Centriolen weichen in der Prophase auseinander und zwischen ihnen entsteht die Zentralspindel. Sie erhält sich entweder bis zur Metaphase und wird zur definitiven Teilungsspindel; oder aber sie verschwindet und macht einer neuen Spindel Platz (Typus 3). Die Chromosomen liegen nach dem 2. Typus frei neben der Spindel und „werden von den Spindelfasern erfaßt" (s. u.).

3. Zentren und Metaphasenspindel. In diesem Fall erhält sich die ursprüngliche Zentralspindel nicht bis zur Metaphase, wird nicht zur Teilungsspindel, vielmehr entsteht die letztere unabhängig von den Zentren in der Art einer Metaphasenspindel. Die beiden letzteren Typen sind für tierische Zellen charakteristisch.

b) Prophase

1. Das Zytoplasma. Das Zytoplasma unterliegt in der Prophase charakteristischen Änderungen seines physiko-chemischen Zustandes, von denen besonders solche der Permeabilität der Oberfläche und der Viskosität bekannt sind. Was die Permeabilität anlangt (nachgewiesen durch das Eindringen von Farbstoffen und Alkalien: N. HARVEY, HERLANT; plasmolytisch: HERLANT, vgl. SPEK, 1924), so ergibt sich von der Befruchtung eine kolossale Erhöhung der Permeabilität und damit minimale Plasmolysierbarkeit; während der Bildung des Amphiasters bis zum Abschluß der Telophase fällt die Permeabilität wieder. Umgekehrt sistieren die Zellmembran verdichtende, also den Wassereintritt erschwerende Salze die schon im Gang befindliche Zellteilung, die Membran auflockernde und die Wasserzufuhr steigernde Stoffe regen zur Zellteilung an (SPEK, 1919). Am Anfang der Mitose steht ein Zustand niedrigster Viskosität (großer Flüssigkeit und leichter Zentrifugierbarkeit: HEILBRUNN, *Arbacia-*, *Cumingia-*, *Nereis*-Eier), während dann eine Periode der Nichtzentrifugierbarkeit folgt. Es kann freilich — worauf speziell SPEK wiederholt hingewiesen hat — bei der Mitose nicht, wie HEILBRUNN meinte, von einer Koagulation des Zelleibes schlechthin gesprochen werden, da die Nichtzentrifugierbarkeit wahrscheinlich auf die lokalen Verfestigungen im Bereich z. B. der Strahlenbildungen (s. u.) zurückgeht.

2. Der Kern. Die Prophase ist charakterisiert durch die Entwicklung des Chromatinknäuels, aus dem fernerhin die Chromosomen in ihrer spezifischen Zahl, Größe, Gestalt und — wie uns die Genetik lehrt — typischen Anordnung der Gene hervorgehen. Die Frage nach der Chromosomenentstehung schließt sich an das oben (S. 210ff.) behandelte Problem der Struktur des Ruhe- (oder, wie wir vorziehen zu sagen, Interphasen-) Kernes an. Es werden hier zwei Auffassungen vertreten, die beide unbefriedigend sind. Die übliche, kolloidchemische Auffassung nimmt an, daß die Chromosomen beim Beginn jeder Mitose durch Entmischung, Koagulation oder Agglutination des annähernd homogenen Inhaltes des Interphasenkernes de novo entstehen. Die Chromosomen haben gelartigen Charakter (Mikrodissektion, CHAMBERS). Die für diese Auffassung beigebrachten Argumente sind, wie bereits erwähnt, die häufige, optische Homogenität des Interphasenkerns im Mikroskop und im Ultramikroskop, die Flüssigkeit des Kerninhaltes, der bei Anstich häufig ausfließt, der problematische Charakter der im Interphasenkern beschriebenen Strukturen, in welchem — sei es vital, nach Schädigung oder nach Fixierung — zwar das bekannte Kerngerüst ohne Schwierigkeit dargestellt werden kann, aber nichts, was mit einiger Sicherheit den angenommenen „Skelettfäden" der Chromosomen (s. u.) entsprechen würde. Demgegenüber steht die von Histologen und Genetikern meist vertretene Annahme, daß die Chromosomen als dünne, achromatische Fäden oder Skelette, „Perlenschnur ohne Perlen", die Interphase überdauern. Man verweist darauf, daß durch den Mangel einer Verschiedenheit des Brechungsindex gegenüber dem Kernsaft die dünnen Achromatinfäden unsichtbar bleiben mögen. Ebensowenig wie

jemand die in gewissen Fällen vital unsichtbaren Chromosomen als nicht existierend und den Kern als homogen betrachten wird, braucht die optische Homogenität des Interphasenkernes dessen tatsächliche Homogenität zu bedeuten. Für die Persistenz der Chromosomenskelette als Individualitäten sprechen die Fälle, wo auch im Interphasenkern Strukturen sichtbar sind (z. B. auch Bělař, *Tradescantia*, 1929), sowie die als Stütze der Individualität der Chromosomen angeführten Fälle, wo diese im Interphasenkern als „Karyomeren" abgegrenzte Territorien beibehalten, aus denen sie sich bei der nächsten Teilung wieder bilden, und wo die Chromosomen in der Prophase in jener Lagerung wieder auftreten, die sie in der vorangegangenen Telophase besaßen (Näheres 2. Bd.).

Keine dieser beiden Auffassungen kann als irgendwie ausreichend bezeichnet werden. Die Herausbildung der Chromosomen in typischer Zahl, Größe, Gestaltung und Lagerung der Gene ist auf dem Boden einer bloßen „Koagulation" schlechtweg unmöglich. Es ist diese nicht wahrscheinlicher, als daß sich — wie Koltzoff (1927) sagt — die zerstreuten Buchstaben einer Druckseite durch Schütteln „zufällig" wieder in richtiger Ordnung zusammenfinden. Daß die von der Vererbungslehre erschlossene Topographie der Gene sich optisch nicht nachweisen läßt, kann ebensowenig als ernsthafter Einwand gegen sie gelten, als es ein solcher gegen das Atommodell ist, daß noch niemand den Quantensprüngen zugeschaut hat. Wir wollen damit nicht behaupten, daß Morgans Annahme der linearen Anordnung der Gene in den Chromosomen schlechthin ein Dogma sei; wer jedoch diese Auffassung widerlegen will, der hat zunächst einmal eine neue und ebenso gute Theorie der Vererbungserscheinungen zu liefern, wie sie durch diese Annahme geboten wird. Sinnlos ist es, die Ergebnisse der histologischen und genetischen Forschung einfach zu ignorieren und zu glauben, mit der Behauptung, daß die Chromosomen ein Koagulationsprodukt sind, sei irgendeine Erklärung erreicht. Wenn die kolloidchemische Untersuchung den Interphasenkern als annähernd homogen findet, so beweist sie damit nicht, daß in ihm nicht eine bestimmte Ordnung vorhanden ist, sondern lediglich, daß sie nicht fähig ist, dieselbe festzustellen. Es ist ein betrübliches Zeichen für die Zersplitterung unserer Wissenschaft, daß die Behauptungen der zwei modernsten und meist kultivierten Forschungsgebiete — Genetik und Kolloidchemie — so gegensätzlich nebeneinanderstehen.

Wenn die erste Auffassung zu primitiv physikalisch denkt, so die zweite zu primitiv morphologisch-statisch. Sie betrachtet das Wesentliche an den Chromosomen als eine feste, von Zellgeneration zu Zellgeneration beharrende Struktur. In Wirklichkeit aber können wir keineswegs sagen, die Chromosomen seien von einer Mitose zur andern noch „dieselben". Man denke z. B. an manche Furchungen, bei denen im ersten Teilungsschnitt relativ „riesige" Chromosomen auftreten, bei den folgenden die Chromosomen zwar natürlich wieder in gleicher Zahl und Gestalt erscheinen, jedoch in immer kleineren Ausmaßen. Das zeigt wohl deutlich, daß die „Persistenz der Chromosomen" nicht eine solche von Generation zu Generation beharrender Skelette sein kann, bei der die Chromosomen wieder

in gleicher Größe erscheinen müßten. Wir müssen wohl GURWITSCH durchaus zustimmen, wenn er sagt: „Dasjenige, was durch alle Zellgenerationen hindurch in typischer Form gewahrt bleibt, ist demnach das Vermögen zur Wiederherstellung eines typischen, von wechselnden Dimensionen geformten Gebildes aus einem jedesmal neuen Material. Wir hätten hier das Grundproblem der Biologie — die Erhaltung der Form unter ständigem Fluß des materiellen Substrats — in einer vertieften Form vor uns." Es ist wohl das Wort „Ruhekern", das zu der Vorstellung verleitet hat, daß die Chromosomen in der Interphase als feste Strukturen persistieren. In Wirklichkeit aber müssen gerade diese wichtigsten Elemente der Zelle mitten darin stehen im allgemeinen, nie aufhörenden Stoffwechsel, Abbau und Aufbau, des Lebendigen, und es ist die Frage, wie trotzdem die von der Genetik geforderte Erhaltung der typischen Ordnung in ihnen möglich ist. Besonders aber zeigt die Mitose selbst, welchen gewaltigen Veränderungen die Chromosomen unterliegen. In der Telophase machen sie eine so durchgreifende Auflösung durch, daß man bei unvoreingenommener Betrachtung wohl kaum wird behaupten können, daß das Wesentliche an ihnen in Form einer beharrlichen Feinstruktur übrigbleibt. Ebenso bei der Prophase: würden die Chromosomen in der Interphase als achromatische Skelette persistieren, so ist absolut nicht einzusehen, warum sie sich nicht einfach in typischer Gestaltung „auskristallisieren", indem sich die Achromatinfäden mit einem Chromatinmantel umkleiden, sondern daß sie sich erst nach vielen und heftigen Wandlungen — über die Spiremstadien — herausbilden. Die Vorgänge in der Prophase und Telophase zeigen, daß es sich keineswegs bloß um eine allmähliche Umkleidung mit (resp. Auskleidung von) färbbarer Substanz an festen Strukturen handelt, sondern daß die Strukturen hier eben „andere" sind, als in den Stadien der voll ausgebildeten Chromosomen.

Die Bilder der Pro- und Telophase zeigen wohl, daß den Chromosomen nicht ein statisch Beharrendes zugrunde liegt, sondern daß sie nichts anderes sind als Gleichgewichtsfiguren, resultierend aus der Dynamik eines höchst beweglichen Systems. Die „Persistenz der Chromosomen" wird also nicht eine solche materieller Relikte sein, sondern vielmehr die Persistenz der Systembedingungen einer geordneten Dynamik. Die Chromosomen beharren im Interphasenkern nicht in Form starrer Skelette oder aufgequollener „Schatten", ebensowenig aber lösen sie sich auf zu einer bloßen, mehr oder weniger dünnflüssigen kolloidalen Lösung; sondern was in der Interphase bleibt, das sind — wenn wir uns metaphorisch ausdrücken dürfen — gewisse „Stromlinien" des Geschehens, die es bedingen, daß trotz diesen gewaltigen Zustandsänderungen, bei denen die Chromosomen als materiell abgrenzbare Gebilde verschwinden, sogar trotz Wechsel der die Chromosomen aufbauenden Substanz, der eine Reihe beweglicher Gleichgewichte durchlaufende Prozeß doch wieder in der nächsten Prophase jene Figuren hervorbringt, die in der vorangegangenen Telophase verschwunden waren. Die Chromosomen „sind" nicht, sie „geschehen"; sie sind nicht beharrende feste Strukturen, sondern der Ausdruck gewisser Phasen der sich rhythmisch wiederholenden Dynamik eines geordnet

fließenden Geschehens. Man hat bis jetzt übersehen, daß es sich keineswegs nur darum handelt, aufzuklären, wie gewisse kleine Stäbchen eine Zeitlang unsichtbar bleiben und dann wieder sichtbar auftauchen; sondern vielmehr darum, wie Gebilde, die den heftigsten Wandlungen hinsichtlich ihres materiellen Substrats unterworfen sind, die also gar nicht von einem Mal zum anderen „dieselben" sein können, dennoch in gewissen Epochen in gleicher Konfiguration aufscheinen. Das Verständnis der „Persistenz" der Chromosomen trotz fortwährendem Stoffwechsel und Flüssigkeit des Interphasenkerns dürfte nur auf diesem Wege einer dynamischen Organisation — also weder statischer Residuen, noch auch des Fehlens jeglicher Ordnung in einer kolloidalen Lösung — verständlich sein. Gewiß ist also die Bildung der Chromosomen eine Gelierung — aber eine, die durch bestimmte Kraftfelder in gesetzmäßige Bahnen gelenkt ist. Das Beharren dieser Kraftfelder im Interphasenkern (in unsichtbarer Form) bedeutet die „Persistenz" der Chromosomen. Diese Vorstellung verträgt sich ebensowohl mit dem solartigen Charakter und der anscheinenden Homogenität vieler Interphasenkerne, wie auch mit den entgegengesetzten Konstatierungen, wo auch in der Interphase Strukturen gefunden werden; sie steht im Einklang mit den Forderungen, daß die Chromosomen in jeder Mitose in gleicher Zahl, Größe und Form erscheinen, wie endlich mit der Genetik, die vollkommen berechtigt bleibt, Gene an bestimmten Orten der Chromosomen zu lokalisieren, weil eben die spezifische Dynamik des Geschehens sich jedesmal wiederholt, ohne daß die Chromosomen deshalb als unsichtbare, beharrende Gebilde die Interphase überdauern müßten. Wir gestehen gern zu, daß die entwickelte Vorstellung weit beschwerlicher fällt, als die Annahme dünner Fäden oder einer bloßen Koagulation; aber erstens sind die letzteren Vorstellungen, wie wir gesehen, durchaus inadäquat, und zweitens können wir gar nicht voraussetzen, daß diese diffizilsten Probleme der Biologie sich mit den primitivsten Vorstellungen bewältigen lassen — genau so wenig wie etwa in der Physik die primitive Vorstellung der Atome als „kleiner harter Kügelchen" auslangt. Wir glauben, daß das Suchen nach Ruhestrukturen im Kern ebenso durch eine dynamische Auffassung ad acta gelegt werden muß, wie das Suchen nach einer elementaren Struktur des Plasmas durch die dynamischen Auffassungen der Kolloidchemie. Hier wie dort wird es heißen müssen: es können allerlei sichtbare Strukturen vorhanden sein, aber das Wesentliche sind nicht sie, sondern die geordnete Dynamik des Geschehens, die ein mikroskopisch sichtbares Korrelat durchaus nicht besitzen muß. Hier wie dort wird an die Stelle des Suchens nach Strukturen das Streben nach einer Theorie der Dynamik treten müssen.

Analoges gilt natürlich auch für die übrigen Zellorganellen: die gewaltigen Änderungen, welche Zentren, unter Umständen auch Mitochondrien und Dictyosomen im Lauf der Mitose durchmachen, zeigen auch hier die sich rhythmisch wiederholende Dynamik als das Wesentliche.

Die sich bildenden Chromosomen zeigen sich oft aus an einer achromatischen Basis aufgereihten Chromatinkörnchen, Chromomeren, zusammengesetzt. Gewisse Befunde (Wenrich, Heuschrecke, 1916) machen

es wahrscheinlich, daß die Chromomeren hinsichtlich Größe, Anordnung und Zahl für jedes Chromosom konstante Verhältnisse darbieten. Allerdings sind die Meinungen über die Beweiskraft dieser und ähnlicher Ergebnisse geteilt.

In der Prophase wird die Kernmembran aufgelöst, der Kernsaft vermischt sich mit einem Teil des Protoplasmas und bildet so das „Mixoplasma" (Wassermann), das häufig als eine den Inhalt des aufgelösten Kernes umgebende, helle Zone des Plasmas sichtbar ist.

Die Auflösung der Kernmembran und die Vorgänge in seinem Inneren (Bildung der Chromosomen) sind voneinander unabhängig, was daraus hervorgeht, daß die Auflösung sich bei sehr verschiedenem Entwicklungszustand der Chromosomen vollziehen kann.

3. Die Zentren. Es ist durch viele Ergebnisse bewiesen, daß die „Aktivierung" der Zentren und die Vorgänge im Kern relativ unabhängig voneinander sind. Wenn van Beneden und Boveri die Centriolen als das „Teilungsorgan der Zellen" ansahen, so wissen wir heute, daß dieselben nur mit Einschränkung als die eigentlichen Anstifter der Karyokinese aufgefaßt werden können. Abgesehen davon, daß es ja centriolenlose Zellen und Kernteilungen gibt, braucht keineswegs immer die Teilung der Centriolen von einer Kern- und Zellteilung gefolgt zu sein (zahlreiche Centriolen im Ei als Abkömmlinge des Spermacentriols), und die erstere kann auch bei völliger Abwesenheit von Kernen und Chromosomen in kernlosen Protoplasmamassen (Eiern, in denen alle Chromosomen an einen Pol der Spindel gegangen waren) erfolgen, synchron mit der Mitose der kernhaltigen Hälfte.

Die Aktivierung der Zentren manifestiert sich in deren Verdopplung und in der Ausbreitung der Astrosphäre. Das Mikrodissektionsexperiment (Chambers) zeigt, daß die eigentliche Sphäre wie auch die Strahlung flüssig sind, während das Plasma zwischen ihnen erhöhte Viskosität zeigt. Die Strahlenbildung stellt also einen Entmischungsvorgang einer flüssigeren und einer visköseren Phase dar. Die Ursache der mitotischen Aktivierung der Zentren, wie der des Kernes, dürften Veränderungen im Zytoplasma unbekannter Natur sein.

Sobald die Teilung der Zentren eingetreten ist, rücken diese auseinander und gewinnen früher oder später ihre Gegenüberstellung in der Zelle. Mehrere Zentren halten regelmäßig einen gewissen Abstand voneinander ein, so daß eine gegenseitige Abstoßung der Zentren anzunehmen ist. Die einfachste Vorstellung dafür ist, daß, indem die Zentren durch eine Entmischung des umgebenden Protoplasmas entstehen, jedes von ihnen eine Hyaloplasmakugel um sich sammelt, die eine Abstoßung der Zentren herbeiführen. Der Prozeß könnte bei sich steigernder, gleichstarker Wirkung zweier Zentren fortschreiten, bis das ganze Zytoplasma zur Hälfte dem einen, zur Hälfte dem anderen Centriol unterworfen und umgewandelt ist und bis jedes Zentrum in der Mitte seines Wirkungsfeldes und beide Zentren in maximalem Abstand voneinander angelangt sind.

Diesen Vorgängen an den Zentren entspricht bei der Mitose der höheren Pflanzen die Umbildung des Zytoplasmas innerhalb der Polfelder.

c) Die Metaphase

In der Metaphase erfolgt der ausschlaggebende Vorgang der Mitose, nämlich die Längsspaltung der Chromosomen. Ausbildung und Längsspaltung der Chromosomen, wie auch die anfängliche Trennung ihrer Spalthälften ist ein „autonomer" (Bělař) Vorgang, der unabhängig vom achromatischen Apparat abläuft. Die Einordnung der Chromosomen in die Äquatorialplatte und ihre Diakinese in der Anaphase sind jene Vorgänge, die man herkömmlicherweise unter dem Titel „Mechanik der Mitose" zusammenfaßt, und zu deren Erklärung in erster Linie die „Theorien der Karyokinese" ersonnen wurden. Wir wollen zusehen, was tatsächlich über diese Vorgänge bekannt ist.

Die Spindel trägt gelartigen Charakter, wie aus den Ergebnissen der Zentrifugierung und Mikrodissektion (Heilbrunn, Chambers) hervorgeht; sie ist wahrscheinlich „lamellenartig" gebaut (vgl. unten Bělař) und insofern mit den ebenfalls diphasischen Astrosphären vergleichbar. Die Spindelfasern, die im gefärbten Präparat so auffallend sind, sind bekanntlich vital unsichtbar. Das ist natürlich noch kein Beweis dafür, daß sie bloße Artefakte sind; wohl aber vertragen sich die Beobachtungen über die gelartige Beschaffenheit der Spindel, sowie über das Nichteindringen von Zelleinschlüssen (Mitochondrien) in ihr Gebiet schwer mit ihrer Auffassung als eines Fasergerüstes.

1. Metaphasenspindel. Spindelbildung und Umwandlung der Chromosomen aus dem Knäuel in die Äquatorialplatte sind nach Wassermanns ansprechender Annahme gleichzeitige und eng miteinander verknüpfte Prozesse. Die Metaphasenspindel geht aus dem Mixoplasma hervor, indem sich dieses zum Gel verfestigt; dieser Vorgang schreitet von den Polen zum Äquator vor (Polkappen der Pflanzen!), und die sich verfestigende Substanz muß die Chromosomen vor sich her zum Äquator hintreiben, bis die von der entgegengesetzten Seite heranwachsende Spindel dieser Bewegung ein Ziel setzt und also die Chromosomen zur Äquatorialplatte angeordnet sind. Die Metaphasenspindel kann sich zwischen zwei Zentren (Typus 3) nur bilden, wenn zwischen den Zentren ein sich auflösender Kern gelegen ist (Beweise aus dispermen und mehrere Zentren enthaltenden Seeigeleiern).

2. Zentralspindel. Die Zentralspindel ist, wie erwähnt, dadurch charakterisiert, daß der achromatische Apparat direkt und als einheitliches Gebilde aus den Zentren hervorgeht. Die Chromosomen liegen hier primär nicht zwischen den Polen; ihre Umordnung erfolgt auf eine andere Weise, indem sie in den Umkreis der Spindel angezogen werden. Im gefärbten Präparat sieht das so aus, als ob sich von den Polen der jungen Zentralspindel Polfaserbüschel in die Richtung der Chromosomen erstrecken, die sich an die letzteren „anheften" und sie „einfangen", so daß sie nun in einem Kranze um die Spindel angeordnet werden. Damit ist zugleich eine bestimmte Deutung des Vorganges gegeben, indem nämlich die Fasern nach der „Muskelfadenhypothese" als kontraktile Fibrillen aufgefaßt werden. Diese Hypothese ist aber problematisch, und das speziell

auch im Hinblick auf die Polfasern. Fassen wir diese nach Art der Spindelfasern auf, so droht der Artefakteinwand; vergleichen wir sie mit den ja sicher realen (weil vital sichtbaren) Polstrahlen, so können wir nach dem oben über die flüssige Natur derselben Gesagten überhaupt nicht von „Fasern" sprechen. Eine bessere Erklärung gibt es aber derzeit nicht.

d) Anaphase

Die zur Erklärung der Chromosomenbewegungen ersonnenen Hypothesen zerfallen in zwei Hauptgruppen, jede mit zwei Untergruppen.

a) „Mechanische" Theorien.

1. Fadentheorie: die Spindelfasern werden als „Muskelfasern" aufgefaßt, welche durch ihre Kontraktion die Chromosomen an den richtigen Platz befördern (Klein, van Bemmelen, Boveri, Heidenhain u. a.).

2. Stemmtheorie: neben der ziehenden Wirkung der Fasern wird eine stemmende Wirkung des achromatischen Apparats angenommen.

b) „Dynamische" Theorien.

1. Die Kernteilungsfigur wird mit magnetischen oder elektrischen Kraftfeldern verglichen (Ziegler, Gallardo, R. Lillie, mit Annahme einer besonderen Energieform Hartog).

2. Das Kernteilungsphänomen wird als Resultat radiär angeordneter Diffusionsströme angesehen (Bütschli, Rhumbler).

Alle diese Hypothesen tragen — da sie fast ausschließlich aus dem Studium gefärbter Präparate gewonnen und keiner experimentellen Prüfung an der sich teilenden Zelle zugänglich waren — den Charakter ad hoc ersonnener Annahmen, von denen keine als bewiesen gelten kann und mancher von den Tatsachen entschieden widersprochen wird. Gegen die Zugfaserhypothese gelten die bereits oben erwähnten Gesichtspunkte; gegen die elektrischen Hypothesen pflegen die tri- und multipolaren Teilungsformen eingewendet zu werden, welche innerhalb eines polarisierten Feldes unmöglich wären. „Es erscheint notwendig, die Anaphasebewegung der Chromosomen ohne Rücksicht auf die alten Erklärungsversuche zu analysieren, d. h. unvoreingenommen den Gesamtvorgang in seine Teilprozesse aufzulösen" (Wassermann).

Ansätze zu solchem Unternehmen — aber eben auch erst Ansätze — besitzen wir schon. In erster Linie sind hier die Untersuchungen von Bělař an den Spermatozyten der Heuschrecke *Stenobothrus* (1927) zu nennen. Bělař bestätigt zunächst die Flüssigkeit des Zytoplasmas und die gallertartige Beschaffenheit der Spindel: bei Entquellung in hypertonischem Medium tritt die Gestalt der Spindel an den (ursprünglich kugelförmigen) Zellen hervor, „wie bei einem mageren Pferd die Knochen". Es werden dadurch gleichzeitig Lamellen sichtbar, die mit den Chromosomen in Beziehung stehen. Bei sehr starker Entquellung verbiegt sich die Spindel; sie dehnt sich aus und wird von dem entquollenen Zytoplasma, das sie wie ein Gummischlauch umgibt, an einer geraden Streckung verhindert. Damit ist also die aktive Verlängerung des „Stemmkörpers" er-

wiesen. Es kann dabei der Stemmkörper in zwei Säulen gespalten werden, die sich „auf eigene Faust" strecken, was nach Bělař einen definitiven Beweis des Faserbaues der Spindel bedeutet (aber natürlich noch lange nicht die „Muskelfadentheorie" beweist). Diese Verlängerung wird aber mechanische Arbeit leisten, also die Diakinese der Chromosomen bedingen können. Auf diese Weise erscheint „die alte Stemmtheorie (Drüner, Meves, R. Hertwig) in gewissem Grade rehabilitiert".

Es ist nun tief bezeichnend für den fragwürdigen Zustand dieser Probleme, daß Bělař — einer der erfahrensten und kritischesten Zytologen, die wir besaßen — bereits in seiner ausführlichen Arbeit über die *Stenobothrus*-Beobachtungen (1929) die oben angegebenen Anschauungen zu einem großen Teil widerrufen mußte. Hier nahm er eine beträchtliche Mitwirkung des Zugfasermechanismus an, der einerseits die Chromosomen in der Äquatorialplatte anordnet und an die Pole befördert, während der Stemmkörper das Auseinanderweichen der Chromosomen nur unterstützt (vgl. auch Bělař über *Tradescantia*, 1929). Diese Meinungsänderung Bělařs zeigt wohl die unendliche Schwierigkeit auf, das mitotische Geschehen — selbst bei günstigsten Objekten und vitaler Beobachtung — richtig zu erfassen. Auch Schaede (1929) kommt zu dem Ergebnis, daß die eingehende Untersuchung der Karyokinese zu ganz anderen Vorstellungen führt, als die alten Theorien voraussetzen. Im Gegensatz zu der oben angeführten Anschauung Wassermanns, meint Schaede (Wurzelspitzen von *Canna*, *Iris* und *Lupinus*), daß die Anordnung der Chromosomen zur Äquatorialplatte nicht synchron mit der Ausbildung der Metaphasenspindel erfolgt, sondern letzterer vorangeht. Hinsichtlich der Anaphasebewegung stellt Schaede fest, daß die Wanderung der einzelnen Chromosomen ungleichzeitig erfolgt, was er gegen Bělařs (ursprüngliche) Auffassung, daß ein einheitlicher Stemmkörper die Chromosomen auseinandertreibe, ins Treffen führt. Aber auch die Zugfasertheorie ist ungenügend, weil häufig Chromosomen über den Pol hinausragen. Sowohl die erste wie auch die zweite Chromosomenbewegung bleibt unerklärt.

Endlich sei auf die beachtenswerten Gedanken von Gurwitsch (1930) über die Bedeutung der achromatischen Figur für die Chromosomenbewegungen hingewiesen. Er weist darauf hin, daß eine „mechanische" Deutung ganz gut möglich sein könne, wo die Spindel — wie in den Heuschreckenspermatozoen — zu großartiger Entfaltung kommt. Es müssen aber vor allem auch jene Fälle ins Auge gefaßt werden, wo die Spindel völlig rudimentär ist und wo die Verhältnisse am allereinfachsten liegen. Aus den Beobachtungen über die typische Lagerung der Chromosomen im Kern (Zwiebelwurzelzellen, „Polfeld" nach Rabl, „Nabel" nach L. Gurwitsch) schließt er, daß die Chromosomen als ein System reagieren, d. h. sich gegenseitig in ihrer Lage beeinflussen. Im erwähnten Falle machen sie von der Lagerung in der „Präääquatorialplatte" zu jener in der Äquatorialplatte meist eine Drehung von 90° durch, unter Einhaltung der gegenseitigen topographischen Beziehungen, und zwar in einem Entwicklungsstadium, wo von einer achromatischen Figur noch keine Rede ist. Nach der Spaltung der Chromosomen aber und in der Anaphase (wo die Schleifen ihre Scheitel gegen die Pole richten) wird immer eines der Chromosomen ungedreht auf einen Pol zuwandern können, das zweite aber eine Drehung von 180° ausführen müssen. Schon aus diesen hier nur angedeuteten Verhältnissen geht hervor, daß die

Chromosomen eine Menge von verschiedenartigen Drehungen und Einstellungen durchmachen müssen, die weit über die mechanischen Leistungen der Spindel hinausgehen. Gurwitsch meint deshalb — ohne freilich eine vollständige Lösung geben zu können — „daß die Chromosomen einander in der Lage beeinflussen", was er mit den alten Anschauungen von Lillie u.s.f. über die elektrische Natur des mitotischen Feldes vergleicht — ohne sich freilich selbst irgendwie an eine physikalische Hypothese über die Natur desselben binden zu wollen.

e) Telophase

Die Telophase stellt im großen ganzen die Reversion die Prozesse der Prophase dar. Wahrscheinlich handelt es sich bei der Auflösung der Chromosomen in den Tochterkernen um eine Wasseraufnahme — umgekehrt wie die Auflösung des Prophasekernes eine Wasserabgabe bedeutete.

f) Zellteilung

Zell- und Kernteilung sind voneinander trennbare Prozesse. Kernteilung ohne Zellteilung ist eine ziemlich gewöhnliche Erscheinung, wie sie sich in vielkernigen Zellen mit gleichzeitigen Mitosen (z. B. Embryosack der Pflanzen) ausspricht. Umgekehrt erscheint aber auch Zellteilung ohne Kernteilung möglich. Jollos und Péterfi (1923) haben die kernlose Entwicklung von *Axolotl*-Eiern bis zu morula- und blastulaähnlichen Stadien erzielt.

Abermals wollen wir auf die Auseinandersetzung mit den alten Theorien verzichten, die uns bloß unbewiesene und mangelhaft begründete Möglichkeiten offerieren, und beschränken uns auf die einigermaßen gesicherten Ergebnisse.

Spek (1918) hat in einem Modellversuch die Durchschnürung eines Flüssigkeitstropfens durch Oberflächenspannungsdifferenzen vorgeführt: an einen Tropfen der Mischung Olivenöl-Nachtlichteröl-Chloroform werden entgegengesetzt zwei Sodakristalle gebracht; dadurch entsteht eine Oberflächenspannungsdifferenz, indem die Spannung der flüssigen Äquatorzone relativ zu der an den Polen mit den sich bildenden Seifenhäutchen erhöht ist. Es entsteht eine rings um den Tropfen laufende Einschnürung, die diesen schließlich in zwei zerreißen kann. Daß zwischen den physikalischen Verhältnissen in der sich teilenden Zelle und in den durch Oberflächenspannungsdifferenzen zur Teilung gebrachten Tropfen Übereinstimmung besteht, zeigen die Strömungserscheinungen während der Zellteilung: es zeigt sich, daß auch hier (*Rhabditis*-Eier) ebenso wie im Tropfen die Strömungen von den Polen zum Äquator verlaufen.

Über die Richtung der Zellteilung haben Sachs und O. Hertwig Regeln aufgestellt. Die Sachsschen Regeln besagen: 1. die Zellen streben im allgemeinen, sich in gleiche Teile zu teilen; 2. jede neue Teilungsebene strebt, die vorhergehende senkrecht zu schneiden. Die O. Hertwigsche Regel besagt, daß die beiden Pole der Teilungsfigur in die Richtung der größten Protoplasmamasse zu liegen kommen. Dies ist wahrscheinlich eine Folge davon, daß zwei gleich starke Zentren sich jedes die Hälfte

des Zytoplasmas unterwerfen und dadurch im größten Durchmesser des Zellkörpers opponiert stehen müssen. Es kommen noch komplizierende Momente hinzu.

g) Protistenmitose

Die Protistenmitosen liefern bei oberflächlicher Betrachtung eine verwirrende Mannigfaltigkeit von Teilungstypen, welche der großen Monotonie des Teilungsgeschehens im Reiche der Metazoen und Metaphyten gegenübersteht. Es ist jedoch Bělař (1926) gelungen, in diese Vielheit Ordnung zu bringen. Die überwiegende Mehrzahl der Protistenkerne gehört zum „eumitotischen" Typus, mit Ausbildung von Chromosomen in distinkter Zahl, Zweiteilung und Trennung derselben auf einem Stadium weitgehender Oberflächenverkleinerung und dipolar parallelfaserigen Spindeln, von denen verschiedene Untergruppen unterschieden werden können. Die Mitosen des „paramitotischen" Typus zerfallen in mehrere Untergruppen, die sich alle an die eumitotischen anreihen lassen. Zum „kryptomitotischen" Typus werden alle Kernteilungen mit Ausbildung achromatischer Apparate aber ohne optisch isolierbare Chromosomen gerechnet. Amitose ist einwandfrei nur in den Makronukleis der Ciliaten nachgewiesen.

Durch die Untersuchung von Bělař ist wohl ein für allemal der Versuch, die Protistenmitosen zu phylogenetischen Spekulationen auszunützen, unmöglich gemacht worden. „Einfach" erscheinende Kerne zeigen bei näherer Analyse Komplikationen, die sie den Metazoenkernen ebenbürtig machen. In anderen Fällen zeigen sich bei derselben Art verschiedene Teilungstypen, von denen die eine mit der Metazoenmitose völlig übereinstimmt, die andere als atypisch oder primitiv erscheint. Eine „Promitose" (Nägler) im Sinne eines Überganges von Amitose zur Mitose ist nirgends nachgewiesen. Für den unvoreingenommenen Betrachter erscheint nur ein Moment weniger Protistenmitosen als „primitiv", nämlich die intranukleäre Lage des Centriols; im übrigen kommt weder der Gesamtheit noch der Mehrzahl der Protistenkerne das Prädikat „primitiv" zu, sondern nur „bizarr" oder „nicht genau analysierbar".

h) Amitose

Hinsichtlich der Amitose fassen wir uns sehr kurz — aus dem einfachen Grunde, weil die sichergestellten Tatsachen äußerst kümmerlich, die übrigen zu einem großen Teil zweifelhaft sind und daher die Theorie dieser Erscheinung noch sehr im Argen liegt. Die Feststellung amitotischer Teilungen ist mit großen Fehlerquellen behaftet, so daß Beweise für Amitose, die aus fixierten Präparaten und nicht aus dem direkten Studium der lebenden Zelle gewonnen sind, mit großer Vorsicht aufgenommen werden müssen. Die bisher vorkommenden Beurteilungen der Amitose können wir mit Wassermann (1929) folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die Amitose ist die neben der Mitose vorkommende Kern- und Zellvermehrung (Child, Maximow, Patterson, die in zahlreichen Geweben von Wirbellosen und Wirbeltieren Amitosen nachgewiesen zu haben glauben; hier wäre auch die Makronukleusteilung der Ciliaten einzureihen).

2. Die Amitose ist lediglich ein Mittel zur Vergrößerung der Kernoberfläche, speziell in Zellen mit lebhaftem Stoffwechsel (Sekretion, Resorption, Speicherung).

3. Die Amitose ist ein Zeichen der Degeneration und des Absterbens der Zelle (Vorkommen in transitorischen Gebilden, Decidua, Embryonalhüllen u.s.f.).

Dazu kommt 4. noch der von Wassermann hervorgehobene Gesichtspunkt, daß die Amitose — im Anschluß an die Gedankengänge von Heidenhain und Jacobj (s. u.) — eine echte Teilungsamitose der durch innere Teilung zu doppelter, vierfacher u.s.f. Masse herangewachsenen Kerne sei.

i) Die Ätiologie der Mitose

Nachdem wir versucht haben, die einzelnen Teilprozesse der Mitose — soweit es heute möglich ist — zu erfassen und in ihrem Zusammenhang darzustellen, haben wir die weitere Aufgabe, jenen Faktoren nachzuforschen, welche das gesamte Teilungsgeschehen in Gang setzen. Da dies Gebiet — sowohl was die Tatsachenfragen, als was deren logische Bewertung anlangt — heute durchaus im Flusse ist, wollen wir uns kurz fassen (als grundlegend sind hier die Untersuchungen von Gurwitsch, 1926 und 1930, und Wassermann, 1929, zu nennen).

Wir können zunächst — im Anschluß an Gurwitsch und Wassermann — die Teilungsbereitschaft der Zellen von dem wirklichen Eintritt der Teilung unterscheiden. Z. B. embryonal gebliebene Zellen im Organismus mögen — im Gegensatz zu irgendwelchen anderen Zellen — „teilungsbereit" sein, so daß sie jederzeit in die Teilung eintreten können; aber tatsächlich in die Teilung eintreten tun sie etwa erst nach einer Verwundung und darauffolgender Regeneration. In diesem Sinn können unterschieden werden die „Möglichkeitsfaktoren", welche für die Teilungsbereitschaft von Zellen maßgebend sind, und die „Verwirklichungsfaktoren", welche den tatsächlichen Eintritt der Teilung bedingen.

Logisch ist diese Unterscheidung völlig klar; wenn wir aber versuchen, die festgestellten Faktoren den genannten Klassen einzureihen, so stoßen wir auf große Schwierigkeiten. Das an sich ungeheuer reichhaltige Tatsachenmaterial ist vieldeutig und teilweise gegensätzlich. Festgestellt ist zunächst die Abhängigkeit der Zellteilung, im Sinne einer positiven Förderung oder einer negativen Hemmung, von einer großen Anzahl von Faktoren des Milieu exterieur der Zelle, wie Atmung, Ernährung, Temperatur, Hormonen (z. B. Schilddrüsenfütterung von Froschlarven und dadurch bedingte enorme Zellteilungstätigkeit in den sich entwickelnden Extremitäten, wobei aber die Teilungstätigkeit im übrigen Körper herabgesetzt ist, so daß die sich überstürzt metamorphosierenden Fröschchen klein bleiben), strahlender Energie (Licht, ultraviolette und Radiumbestrahlung). Dazu kommt das große Gebiet der Zellstimulation (zusammenfassend: Popoff, 1931), welche durch eine einmalige Behandlung mit den verschiedensten Mitteln das gesamte, fernere Wachstum freilebender Zellen, die Furchung, Regeneration u.s.f., endlich durch Behandlung des Saatgutes das Wachstum landwirtschaftlicher Samen anregen soll; jedoch wird von anderer Seite (z. B. Gassner, 1926) die Stimulation angefochten.

Zu den genannten Faktoren des Milieu exterieur kommen diejenigen des Milieu interieur der Zelle. Große Differenzen bestehen hinsichtlich der Bewertung des zum Eintritt der Mitose notwendigen, physiko-chemischen Zustandes. Auf der einen Seite steht eine „Koagulationstheorie". Jeder Faktor, der das Ei zur Parthenogenese anregt, bedingt nach Heilbrunn eine Gelierung desselben; und so hat man in der Koagulation das maßgebende Moment für den Eintritt auch der Zellteilung erblickt. Sicher sind aber die Koagulationen in der mitotischen Zelle beschränkt auf gewisse Partien (die Astrosphären). Weiters ist hier die Meristemtheorie von

Pearsall und Priestley zu nennen; es wurde festgestellt, daß im Pflanzenstengel ein Gefälle des ph zwischen der sauren Holzpartie (ph = 3,4—5) und dem alkalischen Rindeteil (ph = 7,8) vorhanden sei, und man meinte, daß das sich teilende Meristem in diesem Gefälle gerade dort liegt, wo der isoelektrische Punkt der wichtigsten Eiweißelemente des Plasmas gelegen sei, der mit ungefähr ph = 4,4 gefunden wurde. Während viele Forscher diese Theorie akklamierten, erscheint sie Spek (1930) als „ungeheuerlich": nach ihr müßten gerade die unaufhörlich teilungsfähigen Gewebe des pflanzlichen Organismus ein instabiles Plasma besitzen, das durch jede kleinste Änderung der Umstände lahmgelegt werden kann. Trotz der Vakuolisierung der differenzierten Pflanzenzellen gegenüber den Meristemzellen sind wahrscheinlich die letzteren stärker hydratisiert und vom IEP entfernt (Pfeiffer, 1931). Auf der andern Seite haben wir bereits gehört, daß quellungsfördernde Salze nach Spek (1919) den Eintritt der Teilung begünstigen, entquellende sie hemmen. Auch zeichnen sich junge und eminent teilungsfähige Gewebe durch besonderen Wassergehalt aus (Rubner). Wahrscheinlich bedeutet das Altern der Zelle (Protoplasmahysteresis, Růžička) eine Ursache für die Herabsetzung der Zellteilungstätigkeit. Als sicher kann gelten, daß die Teilungsfähigkeit in umgekehrter Proportion zur Differenzierungshöhe steht — man denke etwa an die Teilungsunfähigkeit der hochdifferenzierten Nervenzelle. Mitose und Zellarbeit hemmen einander, eine in Mitose befindliche Zelle arbeitet nicht, energisch arbeitende Zellen treten nicht in die Mitose ein (Peter, 1930).

Ob die genannten Faktoren, in einer günstigen Konstellation, den Eintritt der Zellteilung bewirken, oder ob sie, als unspezifische „Möglichkeitsfaktoren", nur die Zellen in den Zustand der „Teilungsbereitschaft" versetzen, in welchem sie gegenüber dem spezifischen und allgemein gültigen Teilungsfaktor (etwa Zellteilungshormone, mitogenetische Strahlen) empfänglich sind, der nun erst als „Verwirklichungsfaktor" die Zellteilung in Gang setzt, vermögen wir heute nicht zu sagen.

Wir kommen damit zu jenen modernen Hypothesen, welche diesen spezifischen Teilungsfaktor oder „Verwirklichungsfaktor" aufgefunden zu haben glauben. Auch hier fassen wir uns kurz, da gerade in letzter Zeit eine Reihe von zusammenfassenden und leicht zugänglichen Darstellungen von seiten der berufenen Forscher geliefert wurde (Haberlandt, z. B. 1921, 1929; Gurwitsch, 1926, 1929, 1930, 1932).

1. Haberlandts Zellteilungshormone. Haberlandt stellte fest, daß Zellteilungen in Gewebsfragmenten der Kartoffelknolle, die zur Ausbildung des Wundkorks führen, fast ausnahmslos nur dann eintreten, wenn die Objekte ein Leitbündelfragment enthalten. Er folgerte, daß vom Leptom „Zellteilungshormone" ausgehen. Weiter wurde festgestellt, daß in Kohlrabischeiben, wenn dieselben unter der Wasserleitung kräftig abgespült wurden, die Zellteilungstätigkeit bedeutend geringer ist, während andererseits Bedeckung der Scheiben mit Gewebsbrei eine bedeutende Vermehrung derselben hervorruft, so daß auf zellteilungsanregende „Wundhormone" geschlossen werden kann. Auch ausgewachsene vegetative Pflanzenzellen können durch lokalisierte Verletzungen zur Teilung

angeregt werden. Erwähnt sei für die späteren Formbildungsprobleme, daß Haberlandt in der Regeneration einen morphästhetisch wirksamen Ganzheitsfaktor annehmen möchte, welchem die „Regenerationshormone" als Mittel dienen.

Der hauptsächliche Einwand gegen die Lehre von den Teilungshormonen liegt darin, daß vorläufig nicht der Nachweis erbracht scheint, daß es sich hier um spezifisch wirksame Stoffe handelt. Zellteilungsfördernd können mancherlei sehr einfache physikalische Wirkungsweisen, Veränderung des ph, Gifte in kleinen Dosen, etc. sein; wir wissen vorläufig nichts darüber, ob durch die Zerstörung der Zellen irgendwelche spezifische Stoffe erzeugt oder in Freiheit gesetzt werden, oder ob es sich hier bloß um derartige unspezifische Stoffe handelt. Ob die Teilungshormone einen allgemeinen und notwendigen Teilungsreiz darstellen, ist nicht gezeigt.

An die Teilungsstoffe werden wohl auch die Carrelschen „Trephone" (das wachstumsfördernde, aus weißen Blutkörperchen stammende Prinzip in Gewebskulturen) irgendwie anzureihen sein.

2. Mitogenetische Strahlen. Der Gurwitschsche „Grundversuch" besteht darin, Mitosen in einer Wurzelspitze durch Ausstrahlung von einer anderen Wurzelspitze zu induzieren. Die induzierende Wurzel, die mit dem Zwiebelstumpf in Verbindung bleibt, wird wagrecht in eine genau passende Glasröhre eingefügt und genügend mit Wasser versorgt. Die induzierte Wurzel wird in 2—3 mm abstehende Glasrohrstücke eingeführt, sodaß das zu bestrahlende Meristemstück frei bleibt . Durch entsprechende Vorrichtungen werden beide Wurzeln so eingestellt, daß die Verlängerung der induzierenden Wurzel genau die Medianebene der zu induzierenden trifft. Die Auszählung der Mitosen ergibt ein scharf umschriebenes, auf das zentrale Gebiet der Wurzelspitze beschränktes Übergewicht an der bestrahlten Seite.

Nach mancherlei Polemiken darf wohl gesagt werden, daß Gurwitschs bedeutungsvolle Entdeckung heute zum anerkannten Besitz unseres biologischen Wissens gehört. Beigetragen zu dieser Anerkennung hat besonders die sorgfältige Nachprüfung der Gurwitschschen Ergebnisse durch Reiter und Gábor (1926), die seine Entdeckung glänzend bestätigten und, mit Ausnahme eines gleich zu besprechenden Punktes, zu wesentlich den gleichen Ergebnissen kamen, wie Gurwitsch.

Die verschiedensten, tierischen und pflanzlichen Gewebe wurden auf ihre Induktionsleistung untersucht. Als Induktionsquellen wurden mit Erfolg verwendet: Keimlinge von *Helianthus*, Zwiebelwurzeln, Querschnitte durch das Leptom der Kartoffelknolle, embryonale tierische Zellen, Blut, Hefekulturen, Eidotter des Hühnchens, Brei der gelben Rübe, Cornealepithel von Hungerratten, Muskeln in Kontraktion, bösartige Geschwülste. Als „Detektor" werden nunmehr von der Gurwitsch-Schule statt der Zwiebelwurzel Hefekulturen verwendet.

Die physikalische Analyse der mitogenetischen Strahlen zeigte die geradlinige Ausbreitung und Reflexion des Teilungsreizes. Es wurde festgestellt, daß Glas für ihn undurchlässig ist, während er durch eine Quarz-

platte hindurchgeht. Es ergibt sich eine Wellenlänge der mitogenetischen Strahlen etwa zwischen 200—250 mμ, d. h., daß dieselben kurzwellige ultramikroskopische Strahlen sind. Es besteht allerdings zwischen dieser Angabe von GURWITSCH und jener von REITER und GÁBOR ein vorläufig unaufgeklärter Gegensatz, indem die letzteren Forscher die Wellenlänge der Strahlung mit 338—340 mμ bestimmten. Es gelang diesen Autoren weiter, einen Effekt der bestrahlenden Materie (Zwiebelsohlenbrei) auf der photographischen Platte zu erzeugen und die wirksamen Strahlen aus dem Sonnenlicht und künstlichem ultraviolettem Licht abzufiltrieren.

Die Entdeckung der GURWITSCH-Strahlen bedeutet sicher eines der monumentalsten Ergebnisse der neueren Biologie. Ob wir in ihnen die universelle und spezifische, letzte Ursache der Mitose vor uns haben, wie GURWITSCH aus dem „universellen Charakter" derselben (d. h. aus ihrem Nachweise bei den verschiedensten und heterogensten Objekten) erschließt, muß künftige Forschung lehren.

Im Anschluß an die mitogenetischen Strahlen seien die von STEMPELL aufgefundenen „Lebensstrahlen" erwähnt, deren Effekt an der Zerstörung LIESEGANGscher Ringe nachweisbar sein soll. Nach neueren Versuchen (TOKIN, GIGOU und NOVERRAY, SIEBERT, CZAIA u. a.) ist es aber sehr wahrscheinlich, daß der Hauptfaktor im STEMPELL-Effekt die Wirkung von flüchtigen Stoffen ist, die von dem Gewebe ausgehen. In welchem Verhältnis „Organismenstrahlung" und „-gasung" stehen, ist vorerst unklar. STEMPELL und ROMBERT (1931) meinen, daß die Organismenstrahlung den mitogenetischen Strahlen, die Organismengasung den Zellteilungshormonen entspreche.

Wie sich unter dem Gesichtspunkt der mitogenetischen Strahlung die Gesamtvorgänge der Zellteilung darstellen, glauben wir nicht ausführlich referieren zu müssen, da GURWITSCH zweimal (1926, 1930) alle hier in Betracht kommenden Probleme und Ausblicke in allgemein bekannter Form dargestellt hat. Auch der Kritiker hat zu diesem imponierenden Hypothesengebäude nur das eine zu sagen, daß — wie ja sein Verfasser keineswegs verhehlt — seine Grundlagen noch der gründlichen, experimentellen Sicherung bedürfen. Von den zahlreichen Problemen, welche durch die mitogenetische Strahlung aufgerollt und von GURWITSCH und seinen Schülern experimentell und theoretisch verfolgt wurden, wollen wir nur eine der allgemeinsten Annahmen seiner Zellteilungstheorie kurz erwähnen, weil wir glauben, dazu einen beachtlichen Gedanken liefern zu können. Eines der auffallendsten Phänomene und ein Ausgangspunkt der GURWITSCHschen Entwicklungen ist die Verteilung der Mitosen. Während in den frühesten Furchungsstadien die Teilungen streng synchron verlaufen, ist bei allen somatischen Geweben die Verteilung der Mitosen, einen Ausdruck von GURWITSCH zu gebrauchen, „launenhaft". Es teilt sich durchaus nicht jede Zelle zu gleicher Zeit, sondern die Verteilung der Mitosen ist im allgemeinen lediglich so geregelt, daß in symmetrischen Teilen des fraglichen Gewebes durchschnittlich die gleiche Zahl von Mitosen gegeben ist. Nach GURWITSCHS Ausdruck ist die Verteilung der Mitosen bloß durch die statistische Wahrscheinlichkeit „normiert", nicht aber streng „determiniert". Diese zufallsmäßige Verteilung erklärt er

dadurch, daß zum Eintritt der Mitose zwei voneinander unabhängige Faktoren, ein „Möglichkeits-" und ein „Verwirklichungsfaktor" zusammentreffen müssen. GURWITSCHs Erklärung für die „launenhafte" Verteilung der Mitosen ist, daß er Verschiedenheiten der als Reizrezeptor fungierenden Zelloberflächen annimmt, durch welche diese für die mitogenetischen Strahlen in verschiedener Weise empfänglich sind (während im Gegensatz zu den somatischen Zellen das Oberflächenmosaik der Furchungszellen durch sein „Nieversagen" ausgezeichnet ist und darum hier eine strenge „Determination" der Teilungen statthat). Unstreitig trägt aber diese Hypothese etwas künstlichen Charakter, da nicht recht einzusehen ist, warum das Oberflächenmosaik bei Nachkommen der gleichen Zelle, die auch unter gleichen Milieubedingungen stehen, verschieden sein soll. Wir möchten uns darum erlauben, eine andere Hypothese vorzuschlagen, die wohl wert wäre, in Erwägung gezogen zu werden.

Worum es sich bei dem mitogenetischen Effekt handelt, das kann nur eine Energieübertragung[1]) sein, die prinzipiell wohl den photochemischen Effekten vergleichbar sein dürfte. Im Einklang damit steht auch, daß die mitogenetische Strahlung im Experiment in höheren Intensitäten nicht mehr teilungsfördernd, sondern schädigend und zerstörend wirkt (REITER und GÁBOR, 1926). Aus den Versuchen geht die sehr geringe Intensität der Strahlung („höchstens einige hundert Quanten in der Sek.", REITER und GÁBOR, 1931, vgl. auch SCHREIBER und FRIEDRICH, 1930, DESSAUER, 1931) und der niedere Schwellenwert des Effekts hervor. Vergleichen wir mit dieser ungeheuer geringen Intensität der Strahlung den Umstand, daß ihre Wirkung sich über ein relativ höchst ansehnliches Gebiet — viele Hundert Zellen, jede erfüllt mit Billionen organischer Moleküle — erstreckt, so kann es kaum zweifelhaft sein, daß bei einem derartigen Effekt die gequantelte Natur der Strahlung berücksichtigt werden muß. Es ist dann ohne weiteres verständlich, daß die mitogenetische Strahlung nicht alle ihr ausgesetzten Zellen zur Teilung antreibt. Es wäre das einfach dadurch bedingt, daß an den Vorgängen relativ wenige Quanten beteiligt sind, deren Verteilung an die Zellen nach den Gesetzen der statistischen Wahrscheinlichkeit erfolgt; auf die einzelne Zelle würden darum nur in günstigen Fällen so viele Quanten kommen, dass sie jene Umsetzungen in Gang bringen, welche die Mitose starten. Es würde sich also eine plausible Erklärung ebensowohl für die statistische Verteilung der Mitosen im natürlichen Ablauf ergeben, wie auch dafür, daß im Experiment die mitogenetische Bestrahlung nicht alle Zellen zur Teilung antreibt, sondern nur eine Vergrößerung der Teilungsrate auf der bestrahlten Seite bedingt. Bei solcher Auffassung brauchten wir keine Hilfshypothesen über die Struktur der Zelloberflächen, wie GURWITSCH sie einführt, sondern die Verteilung der Mitosen wäre ein selbstverständlicher Effekt aus der gequantelten

[1]) „Die Ergebnisse über mitogenetische Sekundärstrahlung machen es sehr wahrscheinlich, daß der unmittelbare Effekt des mitogenetischen Reizes eine gewissermaßen explosionsartige Energieentladung in der Zelle ist, die die bei dem weiteren Verlauf der Teilung zu bestreitende Arbeit zu leisten hat" (GURWITSCH, 1930).

Natur der Strahlung und deren wahrscheinlichkeitsmäßiger Verteilung. Es ist also wahrscheinlich, daß hier einer der von Bohr (S. 107) ins Auge gefaßten Fälle vorliegt, wo im biologischen Bereiche auf den statistischen Charakter der physikalischen Gesetzlichkeit Rücksicht zu nehmen ist. Diese Hypothese wäre durchaus einer experimentellen Prüfung und rechnerischen Bearbeitung zugänglich[1]).

5. Beziehungen zwischen Kern und Plasma

Die regen Wechselbeziehungen zwischen Kern und Plasma wurden bereits oben gestreift, als wir von der Physiologie des Zellkernes sprachen. Es läßt sich sagen, daß in der Zelle eine gewisse Arbeitsteilung gegeben ist, indem die unmittelbaren Reaktionen auf die Außenweltseinflüsse bei Irritabilität und Lokomotion dem Plasma zufallen, die Synthese organisierter Materie und damit die dauernde Erhaltung des Lebens aber nur unter Mitwirkung des Kernes möglich ist und endlich in den intimsten Lebensprozessen der Vererbung und Entwicklung der Kern eine dominierende Rolle spielt.

Der vornehmste, quantitative Ausdruck der Beziehungen zwischen Kern und Plasma ist die zuerst von Gerassimow an *Spirogyra*-Zellen aufgezeigte Konstanz des Verhältnisses zwischen Zellkern- und Zytoplasmamasse, die R. Hertwig als Kernplasmarelation bezeichnete. Die Kernmasse ist ihrerseits abhängig von der Chromosomenzahl, und so ergeben sich bei haploiden, diploiden und polyploiden Individuen der gleichen Art die bekannten Beweise der Kernplasmarelation. Die Vergrößerung der Kernmasse ist begleitet von einer solchen des Zellvolumens; die diploide *Spirogyra* hat größere Zellen; die diploiden, triploiden und tetraploiden Moosrassen F. v. Wettsteins haben entsprechend größeres Zellvolumen als die haploiden (Verhältnis jedoch nicht wie 1 : 2 : 3 : 4, sondern wie 1 : 2,4 : 4,56 : 6,88); Ähnliches gilt für die haploiden und dispermen Seeigeleier Boveris, für die Zellgröße der durch Radiumbestrahlung erhaltenen haploiden und normal diploiden Molchlarven (G. Hertwig).

R. Hertwig hat dann weiter die Kernplasmaspannung, welche durch das ungleiche Wachstum von Kern und Zelleib entsteht (Verschiebung der KPR zu ungunsten des Kernes), als die eigentliche Auslösung der Zellteilung angesehen.

Die Schwierigkeiten der Lehre von der Kernplasmarelation in der von R. Hertwig entwickelten weitreichenden Form sind bekannt. Es wird vor allem darauf hingewiesen, daß das Verhältnis K/P bei den verschiedenen

[1]) Es könnte als Widerspruch gegen die skizzierte Hypothese angeführt werden, daß der Induktionseffekt auch bei Erhöhung der Intensität der Strahlung (z. B. Verwendung der mehrere tausendmal intensiveren Spektralbestrahlung an Stelle der biologischen Strahlungsquellen) nicht über eine gewisse Grenze gesteigert werden kann. Man wird wohl — ähnlich wie Gurwitsch — annehmen müssen, daß jeweils nur eine bestimmte Menge eines für die Mitosen energieliefernden Stoffes zur Verfügung steht.

Zellen des gleichen Organismus ganz verschiedene Werte aufweist, Differenzen, die eher das Resultat als die Ursache der Zellteilung sind. Besonders Conklin hat an *Crepidula* diese Schwankungen der KPR aufgezeigt. Undifferenzierte normale Zellen haben große Kerne und hohe KPR; diese sinkt mit wachsendem Alter und Differenzierung. Dazu kommt das besonders von Bělař (1926) betonte Moment, daß — die Prachtbeispiele der Kernplasmarelation zugegeben — das Verhältnis K/P im allgemeinen nicht exakt feststellbar ist, da zum „Plasmavolumen“ alle Vakuolen, Fremdkörper u.s.f., zum „Kernvolumen“ der Nukleolus und ergastische Substanzen gehören, die vermutlich an der KPR unbeteiligt sind, wozu endlich noch das Quellungswasser kommt. Daraus ergibt sich leicht, daß das konstante Verhältnis zwischen Kern und Plasma immer dort zutage tritt, wo die physikalischen und physiologischen Bedingungen der verglichenen Zellen identisch sind, wie in homologen Zellen haploider, diploider u.s.f. Individuen, daß aber — nach dem oben Gesagten — das Verhältnis K/P äußerst wechselnde Werte annehmen muß, wenn verschiedene Zellarten verglichen werden. Vielleicht würden wir — wenn wir tatsächlich das Verhältnis der aktiven Substanzen

$$\frac{\text{Teilkörpersysteme des Kernes (Karyotin)}}{\text{Teilkörpersysteme des Zytoplasmas}}$$

feststellen, d. h. also das Quellungswasser (geringer in älteren Zellen nach der Hysteresislehre von Růžička), die in differenzierten Zellen in viel reicherem Maße gegebenen meta- und paraplasmatischen Gebilde, von der Masse des „Kernes“ und „Plasmas“ abziehen könnten, ein weit konstanteres Verhältnis erhalten, als es in dem Bruttovergleich K/P bei verschiedenen Zellen aufscheint. Leider fehlen für eine solche Untersuchung alle Grundlagen; sie wäre aber als wichtiges Problem im Auge zu behalten.

6. Das „kleinste Leben“

Die kleinsten bekannten Mikrokokken haben einen Durchmesser von etwa 0,15 μ; sie sind mit den besten Mikroskopen eben noch wahrnehmbar. Es ist jedoch eine naheliegende Frage, ob sich nicht der uns bekannten Welt sichtbarer Lebewesen noch eine andere Organismenwelt anreihe, „Ultramikroben“, die sich durch ihre Kleinheit der mikroskopischen Sichtbarkeit entziehen. Allerdings ist es sehr unwahrscheinlich, daß „Ultramikroben“ in der freien Natur eine irgendwie bedeutende Rolle spielen: Miehe (1921) konnte in sorgfältigen Filtrations- und Kulturexperimenten mit Säften zahlreicher Substrate keinerlei Erscheinungen nachweisen, die nicht auf mikroskopisch sichtbare Mikroben bezogen werden könnten. Wohl aber gibt es im Reiche der Krankheitserreger unleugbar lebende Wesen, die sich infolge ihrer Kleinheit der mikroskopischen und ultramikroskopischen Sichtbarkeit entziehen — die filtrierbaren Viren. Schickt man den Saft von Pusteln bei Maul- und Klauenseuche durch feinste Porzellanfilter, die alle sichtbaren Bakterien zurückhalten, so erzeugt das bakterienfreie Filtrat bei einem gesunden Tiere wiederum die Krankheit;

wird von dem künstlich infizierten Tiere abermals ein bakterienfreies Filtrat hergestellt, so erzeugt dieses in einem dritten Tiere die Krankheit in derselben Stärke u.s.f. Der Giftstoff muß also erstens in dem bakterienfreien Filtrat darinstecken und sich zweitens bei jeder Übertragung vermehren; sonst wäre er bei wiederholter Übertragung schon zu verdünnt, um die Krankheit in derselben Stärke wie in dem ersterkrankten Tiere hervorrufen zu können.

Wir kennen heute über 100 Krankheiten, die auf filtrierbare Erreger zurückgeführt werden: menschliche Krankheiten wie Pocken, Masern, Tierkrankheiten wie Maul- und Klauenseuche, Tollwut, das Roussche Hühnersarkom, Pflanzenkrankheiten wie die Mosaikkrankheiten des Tabaks und andere Gewächse, die charakteristische Form- und Farbveränderungen an den Blättern, Blüten und Früchten hervorrufen und meist durch Tiere übertragen werden. Viel schlechter steht es mit unserer Kenntnis der Natur der Viren; die unter diesem Namen zusammengefaßten Gifte dürften wohl von recht verschiedener Natur sein. Es kommen hauptsächlich drei Möglichkeiten in Betracht: 1. lebendige, unsichtbare Krankheitserreger; 2. filtrierbare Entwicklungsstadien mikroskopisch sichtbarer Erreger (vgl. z. B. Kraus, 1926). Hierher gehört das seit längerer Zeit von französischen Ärzten behauptete Vorkommen filtrierbarer Formen im Entwicklungsgang des Tuberkelbazillus, das neuerdings durch Rabinowitsch-Kempner (1928) gesichert zu sein scheint, welche eine — wenn auch schwächere — Virulenz der filtrierbaren Form des Tuberkelbazillus nachwies (ähnlich wurde auch für Fleckfieber- und Typhusbazillen die Möglichkeit der Umwandlung in eine unsichtbare Form angenommen); 3. unbelebte Gifte von der Natur eines Ferments oder Autokatalysators (wie es für den Bakteriophagen meist angenommen wird). Für das letztere sprechen verschiedene neuere Ergebnisse, in denen sich die virulenten Prinzipien ganz wie Fermente ausfällen (Vinsen) und den Willstätterschen Methoden der Adsorptionsreinigung unterwerfen lassen (Waldmann, Pyl und Hecke, 1932).

Von diesen rätselhaften Erscheinungen die rätselhafteste ist das Twort-d'Herellesche Phänomen. d'Herelle erhielt aus dem Stuhl von Ruhrrekonvaleszenten ein filtrierbares Agens, das die Fähigkeit besitzt, das Wachstum von damit beimpften Kulturen von Ruhrbakterien unmöglich zu machen und schon vorhandene Kulturen aufzulösen, und dabei eine meist sehr große Vermehrung erfährt. Oft genügt schon ein Tropfen des bakterienfreien Filtrats zur Zerstörung einer üppig wachsenden Kultur. Ist das Filtrat schwach wirksam, so treten in dem Bakterienrasen der Agarkulturen, denen es beigemengt wurde, sternförmige, wachstumsfreie Stellen von 1—5 mm Durchmesser auf (tâches vièrges). Wird eine Spur einer aufgelösten Kultur in eine neue, üppig wachsende übertragen, so tritt auch hier Zerstörung ein; das wirksame Prinzip läßt sich durch fortgesetzte Übertragung immer weiterzüchten. Mikroskopisch oder ultramikroskopisch kann der bakterientötende Stoff nicht nachgewiesen werden; er kann auch nicht in sterilen Nährstoffen gezüchtet werden, sondern bedarf zu seiner Entwicklung der lebenden Bakterien. Da also das wirksame Prinzip bei fortgesetzter Übertragung eine deutliche Vermehrung zeigt, so sah d'Herelle es als ein belebtes, unsichtbares Virus an, das einen ständigen Parasiten der Krankheitserreger darstellt, und nannte es den „Bakteriophagen".

Bakteriophagen oder lytische Prinzipien sind von großer Verbreitung; sie sind nicht nur in den Fäzes erkrankter und gesunder Individuen, sondern auch in Abwässern, Boden, Trinkwasser u.s.f. nachgewiesen. Die Angaben über die Größe der Lysinteilchen gehen weit auseinander, von der Größenordnung 20 $\mu\mu$ (entsprechend etwa 400 Eiweißmolekülen) oder noch größeren Werten über die Größe des Hämoglobinmoleküls bis hinauf zu nicht mehr kolloidalen Größenordnungen; diese Widersprüche sind wegen der Fehlerquellen der Größenbestimmung durch Filtration (Adsorption am Filter und Adsorption von Begleitstoffen an der eigentlich wirksamen Substanz) nicht verwunderlich. Bechhold und Villa haben durch eine Vergoldungsmethode in der Bakteriophagensubstanz Gebilde von 4—10 $\mu\mu$ dargestellt.

In der Hochflut von Arbeiten, die in den ersten Jahren nach der Entdeckung erschienen sind, wurden ungefähr ebenso viele Hypothesen über das Phänomen des Bakteriophagen oder der übertragbaren Lyse aufgestellt, als sich Untersucher damit beschäftigten; keine derselben hat endgültige Klarheit gebracht. Ein kurzer Überblick!

1. d'Herelle (dem sich in Deutschland besonders Prausnitz angeschlossen hat) erblickte, wie erwähnt, im Bakteriophagen ein lebendes Wesen. Er zog den kühnen Schluß eines nichtzelligen Lebewesen von der Größenordnung eines Hämoglobinmoleküls! 2. Die überwiegende Mehrzahl der Forscher betrachtet jedoch das d'Herellesche Phänomen als eine Fermentwirkung, deren Ursprung a) im befallenen Organismus oder b) in den Bakterien selbst gesucht werden kann. a) Nach Kabéshima aktivieren vom befallenen Organismus ausgehende Katalysatoren in den Bakterien vorgebildete, autolytische Profermente; das aktivierte Ferment führt einerseits zur Lyse der Bakterien, andererseits aber spielt es seinerseits gegenüber frischen Bakterien die Rolle des Katalysators ihrer autolytischen Profermente u.s.f. b) Da es aber sehr unwahrscheinlich ist, daß zwei aus verschiedenen Quellen — dem befallenen Makroorganismus und der ursprünglichen Bakterienlyse — entstehende Katalysatoren die gleiche Wirkung der Aktivierung des hypothetischen Proferments haben sollen, so sind die neueren Untersucher geneigt, den Entstehungsort des Lysins in die Bakterien selbst zu verlegen; es muß sich also um eine Störung des regelmäßigen Werdeganges der Bakterien handeln, sei es eine solche vegetativer oder generativer (siehe 3.) Natur. aa) Durch die Einwirkung von Abwehrgiften des infizierten Organismus (Bordet und Ciuca) oder auch durch unbekannte Einwirkungen in alten Kulturen (Gildemeister) sollen veränderte Formen von Bakterien auftreten, die ein gegen sich selbst gerichtetes Autolysin produzieren. Die Lyse wäre eine „vererbbare Stoffwechselkrankheit der Bakterien“. bb) Andere Forscher versuchen, jene Autolysine irgendwie mit dem normalen Leben der Bakterien in Verbindung zu bringen, indem die Lyse als Dysfunktion eines an sich lebenserhaltenden Prozesses aufgefaßt wird. Nach Seiffert entstehen im Stoffwechsel der Bakterien Zwischenprodukte, welche die zum Abbau des Nahrungseiweißes bestimmten, intrabakteriellen Fermente aktivieren. Unter normalen Verhältnissen werden diese Zwischenprodukte allmählich abgebaut; im Falle einer Stoffwechselstörung aber würde die Nahrungszufuhr für die Wirksamkeit derselben nicht genügen, so daß es zum Abbau der Bakteriensubstanz selbst käme, wodurch wieder neue Aktivatoren frei werden, die in andere Bakterien eindringen und sie zur Autolyse veranlassen. Nach Doerr ist das Lysin vergleichbar den aus abgetöteten oder verletzten Protoplasten entstehenden Wuchshormonen; es regt unter normalen Bedingungen das Wachstum der Bakterien an, unter abnormen aber wird es in großen Mengen aus den sich lebhaft vermehrenden Bakterien frei, wird im Nährmedium gespeichert und ruft einen raschen, verzehrenden, zur Auflösung der Bakterien führenden Stoffwechsel hervor. 3. Nach Bail kommt es unter verschiedenen Einflüssen zu einer Art Abbau des Bakteriums, durch den filtrierbare, genetisch aus den Chromosomen abstammende „Splitter“ entstehen;

diese „Splitter" — eine bisher unbekannte Lebensform der Bakterien — sollen sich nur auf Kosten lebender Bakteriensubstanz ernähren können, wobei aus den intakten Kernen wieder neue Splitter entstehen. Alle diese Hypothesen, die entweder anderweitig unbekannte Erscheinungen hypostasieren oder an sich bekannte Erscheinungen so umstilisieren, daß sie mit den bekannten Phänomenen keine Ähnlichkeit mehr haben, können nicht als Erklärung des Phänomens gelten.

Kurz zusammenfassend läßt sich sagen, daß eher gegen die Lebewesentheorie und für die Fermenttheorie sprechen: 1. Die Unmöglichkeit einer Reinzucht des Bakteriophagen ohne Bakterien; 2. das Auftreten des Lysephänomens in ursprünglich lysinfreien Bakterienkulturen; 3. die außerordentliche Resistenz des Lysins gegenüber Desinfektionsmitteln, seine Fällbarkeit, wobei das so entstehende Pulver sogar noch wirksamer ist als das ursprüngliche Filtrat, die Thermoresistenz (eine Schädigung der Wirkung wird erst bei 65—75° erreicht, eine Zerstörung noch nicht bei 100°). Diese Resistenz übersteigt weit diejenige vegetativer Bakterienformen (freilich nicht von Bakteriensporen); 4. die Unnachweisbarkeit der Atmung bei Bakteriophagen (übrigens auch bei Rabies- und Herpesviren) (Bronfenbrenner). Eher gegen die Fermenttheorie und für die Lebewesentheorie spricht: 1. Die dadurch einfach erklärbare Vermehrung des Lysins; 2. die Spezifität des Bakteriophagen: aus verschieden großen tâches vièrges gewann Bail Bakteriophagenstämme, die oft nur gegen eine bestimmte Bakterienart oder einen bestimmten Bakterienstamm gerichtet waren; es ist schwer einzusehen, warum die gleiche Kultur verschiedene Fermente liefern soll; 3. die Antilysine: behandelt man ein Tier mit aufgelösten, also lysinbeladenen Bakterienkulturen, so entstehen Antilysine mit spezifischer Wirkung gegen das homologe Lysin; nach Otto und Münster bleibt nach Absättigung eines solchen Antilysinserums durch die homologen, lysinfreien Bakterien die antilytische Wirkung des Serums erhalten, woraus hervorzugehen scheint, daß die antigene Natur des Lysins von derjenigen der Bakterienproteine verschieden ist; 4. die — freilich umstrittene — Variabilität und Anpassung des Bakteriophagen: durch wiederholte Passagen des Lysins über die gleiche Bakterienart soll dessen Wirksamkeit gesteigert, durch solche über andere Arten umgestimmt werden; der Bakteriophage soll sich an Desinfektionsmittel gewöhnen lassen. Wenn der Bakteriophage ein Lebewesen ist, so hat er jedenfalls Eigenschaften, die ihn grundlegend von allen übrigen unterscheiden; ist er ein Ferment, so ist er ein solches von höchst sonderbarer Natur.

7. Die Organisation des Plasmas und die dynamische Auffassung des Organismus

Wir kommen nun zu einem der schwierigsten Kapitel der Biologie, zu der Frage nach der Organisation oder Struktur des Protoplasmas.

Es besteht heute keine Notwendigkeit mehr, auf jene Theorien einzugehen, welche mikroskopische Strukturen des Protoplasmas als allgemeines Charakteristikon desselben annahmen. Vier solcher Theorien spielten bekanntlich eine große Rolle: erstens Heitzmanns Lehre von der Netzstruktur des Protoplasmas; zweitens Flemmings Lehre von dessen Fadenstruktur, die wohl in erster Linie durch die Erscheinungen der Kernteilung plausibel erschien; drittens Altmanns Granulatheorie, die eine körnige Struktur des Protoplasmas annahm, ja die Granula sogar als einfachste Lebewesen ansah, deren Verein die Zelle bilden sollte; viertens die Bütschlische Schaumtheorie, die dem Protoplasma eine ähnliche Wabenstruktur zuschrieb, wie sie z. B. Schäumen von Öl und Seife zu-

kommt. Alle diese Theorien haben ihre Bedeutung eingebüßt. Nach der modernen Auffassung kommt dem Plasma nicht eine konstante, sondern eine wechselnde, mikroskopische Struktur zu, deren Veränderungen mit Änderungen des physikalischen Zustandes parallel gehen, oder, anders ausgedrückt, die mikroskopischen Strukturen sind nur Ausdruck verschiedener funktioneller Zustände. Im Gegensatz zu den Strukturtheorien wird heute das optisch homogene Hyaloplasma als das in allen Zellen Gegenwärtige angesehen. Was man seinerzeit als Plasmastrukturen beschrieb, hat sehr verschiedenen Ursprung. FISCHER (1899) hat zuerst den Artefakteinwand erhoben: Eiweißlösungen können bei Anwendung von Fixierungsmitteln die schönsten „Plasmastrukturen" liefern, fibrilläre, retikuläre so gut wie granuläre Strukturen. Schon durch bloße Veränderungen des Salzmilieus kann eine überraschende Fülle von Strukturveränderungen des Plasmas erreicht werden (GIERSBERG, Amöben; SPEK, Blutkörperchen, Paramäcien, *Opalina*). Nach SPEK (z. B. 1928) besteht die Wabenstruktur im wesentlichen in nichts anderem als in Wasserbläschen. BÜTSCHLI und RHUMBLER haben in der Hauptsache recht behalten, daß das Protoplasma häufig (aber nicht immer) ein zweiphasiges System darstellt. Die eine Phase ist extrem wäßrig und von einem Oberflächenhäutchen überzogen. Bei Herabsetzung des Dispersitätsgrades (z. B. in der angeschnittenen *Opalina* durch stark fällende Salze) wird die Struktur vergröbert, die Bläschen pressen sich aneinander, und ein prächtiges Wabenwerk tritt auf. Das „spezifisch vitale" Grundelement des Plasmas nach BÜTSCHLI hat sich also als ein Wasserbläschen entpuppt. Die Plasmastrukturen sind nach SPEK im wesentlichen nichts anderes als ein Ausdruck bestimmter Löslichkeitsverhältnisse im Protoplasma, die als ein ausgedehntes Oberflächensystem (z. B. durch Adsorption von Fermenten an die Granula) eine wichtige Rolle im Zelleben spielen mögen, aber sicher keine „spezifisch vitalen" Grundelemente sind.

Ebenso summarisch behandeln wir jene Theorien, die auf dem Wege der Hypothese jenseits der Zelle liegende „Lebenseinheiten" zu erschließen suchten, welche als die elementaren Bestandteile des Protoplasmas angesprochen und denen die fundamentalen Lebenseigenschaften, Assimilation, Wachstum und Teilung und die Fähigkeit, sich zu höheren Einheiten zu vereinigen, zugeschrieben wurden. Je geringer das Wissen um diese Gebilde war, desto schönere Namen hat man für sie erfunden: physiologische Einheiten (SPENCER), Plastidulen (HAECKEL), Gemmulae (DARWIN), Plasomen (WIESNER), Biophoren (WEISMANN), Bioplasten (O. HERTWIG, VERWORN), Protomeren (HEIDENHAIN). Der wesentliche Einwand gegen diese Theorien ist bereits von WUNDT ausgesprochen worden: „Die aufgestellten Theorien bestehen im wesentlichen nur darin, daß sie die zu erklärenden Eigenschaften von Organismen und Organen auf hypothetische organische Moleküle und Molekülgruppen übertrugen" (vgl. auch HARTMANN, 1925; LUNDEGÅRDH, 1921).

Eine nähere Prüfung erfordert die HEIDENHAINsche Protomerentheorie. JACOBJ (1925) zeigte auf Grund variationsstatistischer Untersuchungen an den Zellkernen verschiedener Organe, daß das Wachstum

der Zellen nach einem Gesetz der konstanten Proportionen verläuft; so gehen z. B. in der Leber der weißen Maus aus einer embryonal einzig vorhandenen Zellklasse im Laufe der Entwicklung noch drei höhere hervor, deren Kern- bzw. Zellvolumina sich zueinander verhalten wie 1 : 2 : 4 : 8. Setzen wir die Kernplasmarelation, so liefert das erwähnte Material einen zahlenmäßigen Beweis dafür, daß dem System der Zelle die Fähigkeit des rhythmischen Wachstums in konstanten Proportionen nach der Formel: $\frac{MK}{MP} : \frac{2\,MK}{2\,MP} : \frac{4\,MK}{4\,MP} : \frac{8\,MK}{8\,KP}$ zukommt; die höheren Kernvolumina können sich dabei in einer Zelle ebensowohl in Form eines entsprechend vergrößerten Kernes aussprechen, wie auch in mehreren (amitotisch entstehenden) Kernen. Das führt von selbst „zu der schon früher von M. Heidenhain auf Grund seiner Teilkörpertheorie abgeleiteten Annahme, daß allen Strukturen gewisse letzte Lebenseinheiten, die Protomeren, zugrunde liegen, deren charakteristisches Merkmal die Fortpflanzung durch Spaltung ist". Ähnliche Verhältnisse herrschen bei den Kernen der Spermiogonien, Spermiozyten, Präspermiden und Spermiden (1926). (Bestätigungen der Untersuchungen Jacobjs: Clara, 1928, 1930; Voss, 1928.) Auch für botanische Objekte wurde der Nachweis des Wachstums in konstanten Proportionen erbracht (Monschau, 1930).

Eine gerechte Stellungnahme wird zunächst betonen müssen, daß die angenommenen Protomeren auf keinen Fall als „lebendige" Einheiten bezeichnet werden dürfen. „Lebendig" ist nur das Gesamtsystem der Zelle. Wachstum und Fortpflanzung durch Teilung bei Erreichung einer gewissen Größengrenze sind keine Lebenskriterien; auch anorganische Systeme bringen das zuwege — man denke z. B. an die Rashevsky schen Tropfen (S. 131 f.), die ebenfalls nicht de novo entstehen können, sondern sich nur durch Teilung „fortpflanzen". Andererseits wird man zugestehen müssen, daß die sich durch Teilung fortpflanzenden Systeme, Chromosomen, Plastiden u.s.f., etwa im Vergleich zum Quellungswasser oder zu irgendwelchen ergastischen Ein schlüssen, eine besondere Stellung in dem Aufbau der Zelle besitzen. Das ist keineswegs so aufzufassen, daß die letzteren nicht auch notwendig zum lebendigen System dazugehören; sondern dieser Unterschied besteht darin, daß die ersteren Glieder eines für das Lebendige besonders charakteristischen Ordnungssystems, nämlich der „Teilungshierarchie" (vgl. unten S. 265 f.) sind, die letzteren nicht. Das erstere würde auch für die angenommenen Protomeren zutreffen, und es besteht a priori keine Veranlassung, zu leugnen, daß es nicht noch kleinere „Teilkörpersysteme" geben könne als die mikroskopisch sichtbaren Zellorganellen. Man wird freilich sagen müssen, daß die Protomerenhypothese wohl eine recht plausible Deutung der Jacobjschen Befunde darstellt, daß diese aber nicht einen strikten Beweis derselben bedeuten. Wenn das System „Kern" nach konstanten Proportionen wächst und sich teilt, so kann man das so auffassen, daß bestimmte Struktureinheiten in ihm zu doppelter Größe anwachsen und sich aufspalten; eine ebenso gute Erklärung aber ist es, anzunehmen, daß er ein System darstellt, das nur im Gleichgewicht verkehrt, wenn alle seine — rein chemischen — Komponenten in einfacher, doppelter u.s.f. Masse vorhanden sind, wenn also — sagen wir ganz schematisch — jedes seiner verschiedenen Proteinmoleküle einmal, zweimal u.s.f. da ist, während es nicht angeht, daß etwa von den Molekülen 1, 3, 5 ... je eines, von denjenigen 2, 4, 6 ... je zwei da sind; ist diese Verdopplung eingetreten, dann mag — etwa durch Oberflächenspannung — die Teilung des Systems erfolgen. Es ist aber dabei nicht gefordert, daß auch jedes der einzelnen Proteinmoleküle sich in der Hälfte auseinander gerissen habe.

Jedenfalls hat die kolloidchemische Einstellung allen Hypothesen über mikroskopische und metamikroskopische Lebenseinheiten den Boden untergraben. Wir können diese Auffassung vielleicht am besten im Anschluß an Spek (1930) ausführen: schon durch die morphologische Konfiguration der in sich mehr oder weniger geschlossenen Zelle mit ihren Grenzflächen, ihrem Außen und Innen und ihrem Zellkern ist ein System mit einer einzigartigen gesetzmäßigen Ordnung geschaffen. Man braucht deshalb nur einen kleinen Teil der Zelle zu zerstören, und schon geht die ganze Zelle ein, weil eben die Ordnung des Ganzen über den Haufen geworfen wird. In anderen Fällen mögen bedeutende Störungen überstanden werden, wenn die Intaktheit der Zelle (etwa durch Bildung einer neuen Membran) wiederhergestellt werden kann. Je genauer wir die Zellvorgänge analysieren, um so mehr Vorgänge können wir aus ihnen herausschälen, die sich auf physiko-chemische Gesetzmäßigkeiten zurückführen lassen. Worin besteht also eigentlich der spezifische Charakter des Lebendigen? Nur in der einheitlichen Ordnung des Gesamtgeschehens, welche alle Strukturen der Zelle schafft und unterhält. Ebenso können wir keinem Einzelbaustein des Protoplasmas die Lebenspotenzen zuschreiben; erst durch das Zusammenwirken aller entsteht das kleinste, ganze, lebende System, die Zelle. So kann z. B. ein Gewebe zu 98 % aus Wasser bestehen; der typische Zustand der Plasmakolloide ist also ohne Wasser unmöglich — und doch wäre es absurd, dem Wasser „Leben" zuzuschreiben. Ebensowenig können wir diesem oder jenem Eiweißkörper oder Lipoid an sich Lebenseigenschaften zuerkennen; erst in der gesetzmäßigen, zellulären Ordnung erlangen sie den Charakter des Lebendigen. Aus der Erkenntnis, daß die einheitliche, gesetzmäßige Ordnung der ganzen Zelle die Grundlage des Lebens ist, folgt, daß die Suche nach einem „Urbaustein des Lebenden" (im Sinne der mikroskopischen oder metamikroskopischen Theorien) keinen Sinn hat.

Diese Sätze eines Kolloidchemikers sind für uns natürlich die beste, fast wörtliche Bestätigung unserer „organismischen" Auffassung. Dennoch glauben wir sagen zu können, daß das Problem der Organisation des Protoplasmas auf kolloidchemischem Boden allein nicht seine Erledigung finden kann. Wir mögen ein noch so heterogenes und kompliziertes kolloidales System ansetzen, so wird es doch nicht auf den paradoxen Gedanken verfallen, zu „leben", d. h. sich nicht nach gewöhnlicher Manier physikalischer Systeme so bald als möglich auf einen stabilen Gleichgewichtszustand einzustellen, sondern vielmehr in einem dynamischen Pseudogleichgewicht zu beharren und dieses fortwährend wiederherzustellen. Die Kolloidchemie stellt fest, was zwischen einem „toten" Kolloid und dem Protoplasma gleichartig ist (eine natürlich wichtige und fruchtbare Forschungsaufgabe), aber sie gibt uns keinen Aufschluß darüber, was bei beiden verschieden ist, und damit keinen Aufschluß über die wesentlichen Eigenschaften der lebenden Systeme. Der wesentliche Einwand gegen die Kolloidchemie ist, daß auch sie noch zu statisch denkt. Sie abstrahiert bis heute vollständig von der Prozeßhaftigkeit des Lebens, von seinem Charakter als stationärem Zustand: davon also, daß das Protoplasma nicht eine von

einem Reaktionsgefäß (Plasmahaut) umschlossene kolloidale Lösung ist, worin allerlei Zustandsänderungen ablaufen, sondern vielmehr ein stationärer Zustand eines in fortwährendem Wechsel seines Materials begriffenen Systems. Selbstverständlich ist es eine durchaus berechtigte Abstraktion, wenn wir den Zustand des Protoplasmas kolloidchemisch definieren; ein schwerer Fehler aber wäre es, zu glauben, daß das Problem der Organisation des Protoplasmas irgendwie gelöst sei, wenn wir sagen, es sei „ein Sol", worin allerlei Inhomogenitäten herumschwimmen. Diese Kritik ist nicht überflüssig; denn unstreitig besteht in der Kolloidchemie eine starke Tendenz, nicht zu erkennen oder zu leugnen, daß es im Protoplasma irgendeine Ordnungsgesetzlichkeit gebe, die über die Gesetze der Verteilung in dispersen Systemen hinausgeht. Wir haben Beispiele dessen schon kennengelernt, als wir über die Anschauung sprachen, daß der Interphasenkern ein „Sol", die Chromosomen „Koagulate" seien, und haben schon auf die Inadäquatheit dieser allzu einfachen Vorstellungen aufmerksam gemacht. Wir sind überzeugt davon, daß die vitale Ordnung aus den Beziehungen der zum System vereinigten Komponenten hervorgeht; ebenso sicher aber sind wir, daß diese Ordnung in keiner Weise in ein paar kolloidchemischen Schlagwörtern, wie „Sol", „Gel", „Fällung", „Adsorption" u.s.f. aufgeht. Es liegt hier vielmehr ein Problem vor, von dessen ungeheurer Schwierigkeit wir wahrscheinlich heute noch gar keine Ahnung haben. Das Protoplasma ist — wie Gicklhorn betont — ein Träger und Bildner inhomogener Kraftfelder, in welchem chemische, osmotische, thermische, elektrische Gefälle, Zug- und Druckspannungen, dazu Kraftfelder, deren Träger der Gesamtorganismus ist, in heute unentwirrbarer Weise kombiniert sind.

Wohin eine einseitig kolloidchemische Beurteilung des Lebenssubstrates führen muß, das zeigen die Auffassungen vom „optisch homogenen Protoplasma". Wir haben schon oben (S. 137) erwähnt, daß der alte Denkfehler des Glaubens an eine „lebendige Substanz" im neueren Gewande der Kolloidchemie wiederkehrt. Haben wir einmal das „richtige" Protoplasma als eine homogene, strukturlose, kolloidale Lösung aufgefaßt, so können wir dieser gewiß nicht zutrauen, das Wunder der Ordnung der Lebensvorgänge zu bewirken — und es bleibt uns nichts übrig, als eine Entelechie anzurufen. Oder wir kommen bei Leugnung der Organisation des Plasmas zu so phantastischen Vorstellungen eines „materialistischen Vitalismus", wie der Vitülhypothese von Artur Meyer (1920). Das Zytoplasma ist ihm eine optisch, mikroskopisch und ultramikroskopisch homogene Lösung. Auch physiologisch ist — wie er aus den Zentrifugierungs- und Merotomieversuchen mit Eiern folgert — das Plasma homogen. Völlig konsequent, muß Meyer auch die Eiweißkörper, an denen er selbstredend gleichfalls nichts Lebendes zu finden vermag, als ergastische Substanzen ansprechen und im Plasma besondere Maschinenstrukturen annehmen, die er „Vitüle" nennt; sie müssen ungeheuer klein, aber ungeheuer kompliziert sein; nicht aus Atomen oder Molekülen aufgebaut, da von diesen viel zu wenig in ein Vitül hineingeht; vielmehr aufgebaut aus „Mionen", bedeutend (vielleicht 2000mal) kleiner als Elektronen!

Der einleuchtendste Beweis dafür, daß die Strukturen des Protoplasmas wahrscheinlich nicht vollständig kolloidchemisch (d. h. als sich freiwillig durch Quellung und Fällung, Adsorption, elektrische Ladung u.s.f. ergebende Figuren) verstehen lassen, liegt darin, daß vermutlich ein größerer oder geringerer Teil derselben unfreiwilliger Art ist und zu seiner

Herstellung und Erhaltung zugeführter Arbeit („Zellarbeit") bedarf. MEYERHOF erkannte zuerst das Mißverhältnis zwischen der in der Furchung sichtbar geleisteten Arbeit zu der durch die Atmung disponiblen, und kam zu dem Schluß, daß wir die durch die Atmung geleistete Arbeit wahrscheinlich nur zum geringsten Teil kennen, daß wahrscheinlich mechanische Arbeitsleistungen im Bereich sehr kleiner Dimensionen notwendig sind, um die Struktur der Zelle zu erhalten; denn es läßt sich in der Tat schwer denken, auf welche Weise unter den in der Zelle gegebenen Bedingungen die räumliche Trennung der verschiedenartigen Stoffe aufrecht erhalten werden könnte, ohne dauernde Arbeitsleistungen, ohne daß freiwillige Prozesse wie Diffusionen rückgängig gemacht werden. GURWITSCH (1930, S. 178ff.) hat des näheren versucht, die spontanen, stabilen (d. h. sich kolloidchemisch freiwillig ergebenden) Zellstrukturen von den dynamischen, labilen (die zu ihrer Entstehung und Erhaltung Arbeit benötigen) zu unterscheiden. Er weist u. a. auf die Störung der mitotischen Figur durch Narkose hin, die darauf hindeute, „daß das Zusammenfügen von Partikeln von Submikronen- resp. Mikronengröße zu Fibrillen auch einem ganz labilen Gleichgewichtszustand entsprechen kann, dessen Erhaltung offenbar einen Arbeitsaufwand voraussetzt. Hätte es sich um eine einfache Gelatinierung gehandelt, so wäre ein Zusammenbruch dieser Gebilde bei Narkose wenig wahrscheinlich"[1]). Es ist heute natürlich äußerst schwer, den Anteil der „freiwilligen" und „unfreiwilligen" Strukturen im Plasma abzuschätzen; aber schon die Möglichkeit der letzteren verhindert, daß die Strukturen des plasmatischen Systems nur nach kolloidchemischen Gesichtspunkten verständlich sind. Dieses Verhältnis ist selbstverständlich nichts anderes, als der physikalische Gegensatz von stabilem und dynamischem Gleichgewicht, nunmehr ins Morphologische gewendet. Wie in physiologischer Betrachtung der Organismus nicht ein stabiles Phasengleichgewicht darstellt, sondern ein „dynamisches", so sind auch die Strukturen des Plasmas und des Organismus überhaupt nicht nur freiwillige, kolloidale Strukturbildungen, sondern auch dynamische.

Wenn wir versuchen, einige Gesichtspunkte zum Problem der Organisation der Zelle zu entwickeln, so kann das natürlich nur in ganz vorläufiger Form geschehen. Wir nehmen damit — nachdem wir den Umkreis der Physiko-Chemie und mikroskopischen Anatomie der Zelle durchlaufen haben — den Faden genau dort wieder auf, wo wir ihn in dem Kapitel über das Protoplasma als kolloidales System (S. 140ff.) liegen gelassen haben.

Es scheint zunächst, daß „Zelle" eine für die hochkomplizierten, organischen Systeme ebenso wesentliche Einheitsform ist, wie etwa Rhom-

---

[1]) Wichtig scheint auch die gleichfalls von GURWITSCH hervorgehobene Tatsache, daß bei pflanzlichen (Pollenkörner, KUWADA) und tierischen Zellen (JORDAN) bei der Zellteilung ein Schwund der Stärkekörner, resp. des Glykogens eintritt, die also möglicherweise zur Bestreitung der „Teilungsarbeit" verbraucht werden. Vielleicht ergeben sich von hier aus ganz neue Ausblicke auf das Problem der mitotischen Figur, die also nicht — wie bisher meist angenommen — als freiwillige, sondern als unfreiwillige, Arbeit beanspruchende Struktur zu betrachten wäre.

boeder für den Kalkspat. Kern und Zytoplasma, Chromosomen und mitotische Teilung, Plastiden — das Lebenssubstrat ist bei aller unendlichen Verschiedenheit der Lebensformen von einer ungeheuren Monotonie, der gegenüber die Verschiedenheiten der Zellen als sekundär erscheinen. Wäre das Lebenssubstrat nichts als ein „kompliziertes Polydispersoid", so sollten wir erwarten, daß die unendlich zahlreichen und unendlich verschiedenen organischen Bestandteile sich in der verschiedensten Weise zu Systemen vereinigen — ist doch schon für irgendein einfaches Sol die Mannigfaltigkeit der möglichen Zustände überraschend. Es wird uns auch nicht viel helfen, wenn wir historisch auf einen problematischen „Daseinskampf" der „Vorlebewesen" bei der Urzeugung rekurrieren, etwa in dem Sinn, daß unter den unendlich vielen, an sich möglichen Systembildungen sich nur diejenige der Zelle erhielt. Daß von den Zentillionen möglicher Vereinigungen kolloidaler Aggregate tatsächlich nur eine einzige Systemform im Bereiche der uns bekannten, organischen Natur — nämlich die Zelle — realisiert ist, das scheint uns mit Entschiedenheit dafür zu sprechen, daß diese Bildung nicht ein zufälliges Ergebnis der in jeder beliebigen kolloidalen Lösung wirksamen Kräfte ist, sondern daß hier eine spezifische Aufbaugesetzlichkeit waltet, nach der die organischen Verbindungen mit ähnlicher Notwendigkeit diese Systemform bilden müssen, wie etwa aus dem Spiel der chemischen Valenzen mit Notwendigkeit die Kristallform resultiert.

Das grundlegende Problem ist nun, wie die lebensgemäße Ordnung der Prozesse in dem System „Protoplasma" möglich ist. Kolloidchemisch erscheint uns das Protoplasma als ein unendlich verwickeltes Polydispersoid. Es hat nun die Vorstellung keine Schwierigkeit, daß in einem solchen sehr viele Prozesse neben- und durcheinander ablaufen können. Ebenso können wir annehmen, daß eine Trennung und Lokalisierung von Prozessen stattfindet, infolge von elektiver Adsorption und ähnlichen Kräften; ebenso ist fraglos, daß fein verteilte Strukturen von äußerster Wichtigkeit für den Lebensprozeß sind — man denke z. B. nur an deren Bedeutung für die Atmung. Was aber ein solches kolloidales System nicht leisten kann, das ist die typische Ordnung der Prozesse zur Erhaltung des Systems. Denn gerade die Kolloidchemie zeigt uns die ungeheure Variabilität und Labilität aller feineren Strukturen, die sich im Protoplasma als Ausdruck verschiedener Löslichkeitsverhältnisse herausbilden. Die typische Geordnetheit einer Unzahl von Reaktionen, wie sie auch schon in der einfachsten Zelle, auch schon in der Amöbe statthat, kann nicht garantiert sein durch diese höchst wechselnden und labilen Strukturbedingungen. Wollen wir die Ordnung der Prozesse durch Strukturen erklären, an denen die ersteren ablaufen, so müssen diese Strukturen einen ebenso hohen Grad von Geordnetheit besitzen, wie die von ihnen zu ordnenden Prozesse; d. h. das Protoplasma müßte eine typisch geordnete „Maschine" sein. Diese Vorstellung lag ja auch Hofmeisters „chemischer Organisation der Zelle" zugrunde, der die Ordnung der Zellprozesse auf deren regelmäßige Verteilung in einzelne Reaktionsgefäße — Bütschlische Waben — bezog. Jedoch ist auch diese Vorstellung des Plasmas als „Maschine" undurchführbar. Eine flüssige „Maschine" gibt es nicht. Daß die Ordnung

der Prozesse nicht an geordnete, feste Strukturen geknüpft sein kann, zeigt das Experiment: mit Recht hat GURWITSCH auf die theoretische Bedeutsamkeit der „nicht-differenzierten Substrate" hingewiesen. Im Amöbenprotoplasma können — in den Versuchen von GIERSBERG und SPEK — die Strukturverhältnisse aufs grundlegendste verändert werden — und dennoch bleibt das Leben erhalten. Merotomie- und Zentrifugierungsversuche (z. B. GURWITSCH, Amphibieneier) zeigen, daß auch bei weitgehender Entmischung, die nicht nur eine Verlagerung der morphologisch verschiedenen Substanzen einschließt, sondern auch eine Zerstörung der „Intimstruktur", „Schichtung" (GOLDSCHMIDT), d. h. der räumlichen Orientierung, keine Störung der Furchung eintreten muß. Würde die materielle Ordnung das Primäre sein, welches die Ordnung der Prozesse reguliert, so müßte jede Veränderung der ersteren die Ordnung des Geschehens in Unordnung bringen.

Soweit wir also zu übersehen vermögen, kann die wunderbare Ordnung der Lebensprozesse weder bedingt sein durch die Strukturen, die nach den kolloidalen Gesetzmäßigkeiten als Ausdruck verschiedener Löslichkeitsverhältnisse in dem plasmatischen Polydispersoid auftreten, noch durch eine feste, maschinenartige Struktur des Protoplasmas. Wir meinen darum, daß nur eine Anschauung über die Organisation des Plasmas durchführbar ist, die in einem Schlagwort ausgedrückt werden kann: Die Organisation des Protoplasmas ist nicht statisch, sondern dynamisch. Es ist unmöglich, den geordneten Ablauf der Prozesse im lebenden System darauf zurückzuführen, daß die Prozesse allererst durch primär geordnete, feste Strukturbedingungen in bestimmte Bahnen gelenkt werden; sondern der Gesamtprozeß trägt seine Ordnung in sich selbst, indem er einen in sich regulierten, stationären Ablauf darstellt. Das Primäre und Beharrende ist also die Ordnungsgesetzlichkeit der Prozesse im stationären Ablauf.

Selbstverständlich soll damit die Bedeutung der strukturellen Bedingungen keineswegs geleugnet werden. Im Gegenteil haben wir betont (S. 194, 196), daß schon das Vorhandensein eines stationären Zustandes entsprechende Systembedingungen der Ein- und Ausfuhr ins System, der Abstimmung der Reaktionsgeschwindigkeiten u.s.f. voraussetzt. Was wir sagen wollen, ist lediglich, daß, wenn der stationäre Zustand einmal gegeben ist, das dynamische Gleichgewicht der Prozesse nicht bedingt ist durch eine starre, maschinenähnliche Struktur, sondern durch die immanente Dynamik des Systems, die in ihrem Zustand zu beharren strebt. In diesem Sinn dürfen wir die Ordnungsgesetzlichkeit der Erhaltung des Systems im dynamischen Gleichgewicht als das „primäre" bezeichnen, die nicht aufgelöst werden kann in maschinenartig geschaltete Einzelprozesse. Aus diesem Grunde erweist sich das System, so lange noch keine speziellen Strukturen da sind (also bei „nicht-differenzierten Substraten") als gegen Störungen außerordentlich tolerant, weil sich das Gleichgewicht der Prozesse im stationären Ablauf wieder einreguliert. Sind aber einmal feste, maschinenartige Bindungen gegeben, dann muß die irreversible Zerstörung oder Verlagerung derselben selbstredend auch den Lebensprozeß vernichten, weil

jene Einregulierung unmöglich wird. Natürlich ist „Sichtbarkeit" kein Kriterium für „Struktur"; für den Lebensprozeß wichtige Strukturen brauchen nicht sichtbar zu sein und umgekehrt braucht Störung sichtbarer Strukturen nicht zur Störung des Geschehens zu führen.

In der Organisation des Plasmas fließen also die beiden Probleme der „Struktur" und „Funktion", der „Organisation des Substrats" und des „dynamischen Gleichgewichts" zusammen. Als einen ersten, bescheidenen Ansatz zur Klärung dieses Problems sei auf die oben (S. 198f.) gegebene Analyse der Ordnung in einem stationären Zustand hingewiesen.

Man wird sich hier an ganz neue Begriffe gewöhnen müssen. Bisher bestand nur die Alternative: entweder eine starre, dreidimensional räumlich orientierte Struktur, eine „Maschine", welche die Ordnung der Prozesse bewirken soll — oder das Fehlen jeglicher spezifischer Ordnung in einem „bloßen Kolloid". Gerade das Wesentliche blieb bei dieser entweder zu starr morphologischen oder zu primitiv physikalischen Auffassung außer Betracht, nämlich die dynamische Ordnung der Prozesse innerhalb eines stationären Zustands. Die Schwierigkeit, hier zu befriedigenden Vorstellungen zu kommen, liegt vor allem darin, daß die einzelnen Betrachtungsweisen bisher unvermittelt nebeneinander standen. Für den Kolloidchemiker war das Protoplasma „ein Sol" mit verschiedenen Inhomogenitäten; er abstrahierte also vollständig davon, daß das Wesentliche für das Lebensgeschehen der fortwährende Prozeß, die fortwährende Umsetzung ist. Der Physiologe gab die Formeln für die Einzelprozesse, aber er konnte deren Ordnung nur dadurch deuten, daß er sie — wie es ja im höheren Metazoenorganismus in weitestem Maße tatsächlich der Fall ist — als an feste Maschinerien gebunden ansah, und die kann es in einer „Flüssigkeit" nicht geben. Der Biologe wieder sah (als Histologe) oder erschloß (als Genetiker) die Strukturen, faßte sie aber als beharrende Gebilde auf, und setzte sich damit in Widerspruch zum Kolloidchemiker, der umgekehrt die große Variabilität und Labilität der Strukturen betonte.

Man kann wohl mit den entwickelten Vorstellungen unbedenklich über das Gebiet der Organisation des Protoplasmas hinausgehen. Ein beliebiges organisches System ist im wesentlichen nichts anderes, als eine hierarchische Ordnung in dynamischem Gleichgewicht stehender Abläufe. In der Ausarbeitung dieses Satzes wird der Schlüssel zu einer wirklichen, heute noch nicht bestehenden Theorie des Lebens liegen. Wir haben bereits gesagt (S. 203f.), daß jeweils das, was in einer Stufe der hierarchischen Ordnung als ein sich in dynamischem Gleichgewicht erhaltendes Gebilde erscheint, auf der nächsthöheren Stufe ein sich im stationären Ablauf ersetzendes Gebilde des höheren Systems bedeutet. Auch die hierarchische Ordnung, wie wir sie in bald folgenden Kapiteln zu schildern haben, kann zwar zunächst einmal — um überhaupt erst klare Begriffe zu gewinnen — als eine solche von „Dingen", materiellen Wesenheiten (z. B. Zellen u.s.f.) betrachtet werden, bei weiterer Entwicklung der Theorie aber wird man diese „Dinge" als stationäre Ströme zu betrachten und eine einheitliche Formulierung für „dynamisches Gleichgewicht" und „hierarchische

Ordnung" aufzustellen haben, die beide nur Aspekte einer und derselben Sache sind. Jedes beliebige, organische System kann als dynamisches Gleichgewicht dem ins Auge gefaßten untergeordneter Systeme betrachtet werden. So kann z. B. der Einzelorganismus als ein dynamisches Gleichgewicht von Zellen aufgefaßt werden; greifen wir irgend ein Glied des erstbetrachteten Systems — z. B. eine einzelne Zelle — heraus, so kann auch dieses wieder als dynamisches Gleichgewicht seiner Komponenten betrachtet werden. Andererseits aber können wir auch über den Einzelorganismus hinausgehen und die höheren Einheitsbildungen, „Organisationen" (Biozönose u.s.f.) als stationäre Zustände betrachten, deren wechselnde Komponenten die Einzelorganismen sind.

Auch beim Organismus ist das Beharrende nicht die feste Struktur, sondern die Gesetzlichkeit des geordneten Ablaufes. Man hat schon öfters darauf hingewiesen, daß der Unterschied von „Struktur" und „Funktion" durchaus konventionellen und anthropozentrischen Charakter trägt. Z. B. Gurwitsch hat mit Recht bemerkt: „Im Bereiche sehr kleiner Dimensionen fließen die Begriffe der Struktur und des Prozesses, die sonst in unserer Vorstellung einander so scharf gegenüberstehen, zusammen. Eine stabile Mikrostruktur wird zu einem stationären Ablauf." Die konventionelle Trennung der „Funktion" von ihrem Träger, z. B. in der Aussage, die „Funktion" der „Lunge" sei der Gaswechsel, entspringt, wie Gurwitsch mit Recht betont, der maschinellen Auffassung des Organismus und ist daher anthropomorph. Bei der Maschine ist ja tatsächlich zuerst ein festes Gebilde da, das in Bewegung gesetzt, aber auch in Ruhe befindlich sein kann. Für den lebenden Organismus gilt diese Trennung nicht. Er ist der Ausdruck eines immerwährenden Prozesses, wie selbstverständlich dieser Prozeß durch die materielle Grundlage getragen wird. „Strukturen" sind — für unseren menschlichen Maßstab — lang ausgedehnte, langsame, „Funktionen" transitorische, rasche Abläufe — das ist der ganze Unterschied. Das, was man mit Betonung als „Funktion" eines Systems bezeichnet, z. B. die Kontraktion eines Muskels, ist sozusagen nur eine hohe Welle in dem Strom des ununterbrochen fortlaufenden Geschehens. Wenn wir sagen, daß die Funktion „an" einer Struktur ablaufe, so ist die reale Bedeutung dessen nichts anderes, als daß einer langgestreckten und langsam dahinlaufenden Prozeßwelle eine kleine und rasche superponiert ist.

Vielleicht kann uns das Bild einer vierdimensionalen Betrachtungsweise diese Probleme am besten anschaulich machen. Wir dürfen ein organisches System nicht in einem Momentanzustand betrachten, sondern müssen den gesamten Strom des Geschehens überblicken. Die sichtbaren Formen der Morphologie sind nur ein momentaner Punkt, ein zeitlicher Querschnitt in diesem raum-zeitlichen Geschehensstrome. Mit Recht weist Woodger (1929, S. 326ff.) darauf hin, daß der Gegensatz zwischen „Struktur" und „Funktion" (bestimmt die Struktur die Funktion oder umgekehrt ?) auf der Trennung von Raum und Zeit beruht; was der Anatom als „Struktur" des Herzens studiert, ist ein Abstraktum, bei dem von dem zeitlichen, rhythmischen Wechsel abgesehen wird, der zum „Herzen" im lebenden Organismus gehört; in Wirklichkeit gibt es keinen Gegensatz

zwischen der „Struktur", welche der eigentliche „Träger" der Funktion wäre, sondern nur eine räumlich-zeitliche Ordnung.

Eine Eidechse ist in dynamischer Betrachtungsweise ein Ausschnitt aus einem Geschehensfluß. Normalerweise fließt z. B. das Material des Schwanzes langsam ab und wird durch neues ersetzt („physiologische Regeneration"). Wird jedoch der Schwanz durch einen Hieb abgetrennt, so erfolgt eine Beschleunigung in einem Teil dieses Geschehensstromes als „Regeneration" (vgl. PRZIBRAM, S. 306f.). Die Theorie des Lebens ist die Theorie der strukturbildenden Ordnung in stationären Abläufen.

Vielleicht ist es nicht zu kühn, die hier entwickelte dynamische Vorstellung des Lebendigen mit jener der Physik zu vergleichen. In der Physik gibt es heute keine „Materie" mehr; nur wo sich Schwingungen zusammenballen, dort ist ein „Elektron". Ähnlich können wir sagen: es gibt nur einen organischen Strom des Geschehens, keine starre organische Form, die der eigentliche „Träger" derselben ist; nur wo sich dieser Strom des Geschehens zusammenballt, dort haben wir eine scheinbar beharrende, organische Form. Die Stelle dieser Zusammenballung mag ein Chromosom oder ein Zellkern oder ein Bein sein. Diese Struktur „beharrt" im Wechsel der Teile, bis sich der Strom des Geschehens wieder auflöst[1]).

8. Die Zellentheorie

a) Formulierung und physiologische Gesichtspunkte

Wenn seit WHITMANS berühmtem Aufsatz in den 90er Jahren von der „Inadäquatheit" der Zellentheorie gesprochen wird, so ist die Diskussion darüber vor allem deshalb sehr unübersichtlich, weil selten klar festgestellt wird, was eigentlich mit derselben gemeint ist. Wir haben auf der einen Seite die Konstatierung, daß die Zelle das wichtigste Struktur-

[1]) In seiner „Theoretischen Biologie" hat EHRENBERG mit Recht die Prozeßhaftigkeit des Lebens als dessen wesentlichsten Charakter betont. Er verfällt jedoch wieder in den Fehler des Atomismus, indem er als Einheit des Lebens einen „elementaren Ablauf", das „Biokym" (gewissermaßen ein zeitliches Lebensmolekül, durchaus vergleichbar den räumlichen Lebensmolekülen oder Biogenen) annimmt. Ganz ebenso jedoch, wie die einzelnen räumlichen Teile der Zelle an sich „tot" sind, so sind auch die zeitlichen Teile des Lebens, die einzelnen Prozesse, an sich „tot", d. h. bloße physiko-chemische Abläufe; „lebendig" ist allemal nur der geordnete Zusammenhang, ihr System. Es ist also leicht zu verstehen, daß die Lehre von den Biokymen, als deren Prototyp die proteolytische Fermentwirkung aufgefaßt wurde — eine Vorstellung, die den wohlbegründeten Auffassungen der ganzen heutigen Fermenttheorie diametral entgegengesetzt ist — keinen Anklang gefunden hat. — Unter den Protoplasmaforschern hat, wie schon erwähnt, GAIDUKOV (1929) auf die ungeheure Heterogenität und Vielgestalt der Zustände des Protoplasmas eindringlich hingewiesen, welche eine einheitliche, kolloidchemische Definition desselben verhindert und die Widersprüche der Plasmadefinitionen der verschiedenen Autoren bedingt. Der Grund dafür: „Nicht das Protoplasma ist die Ursache der Lebenserscheinungen, sondern umgekehrt, es ist selbst Resultat der Wirksamkeit biologischer elementarer Abläufe." „Protoplasma" ist darum ein dynamischer, kein statischer Begriff.

element aller Lebewesen, sowohl der ein- wie der vielzelligen, sowohl der Pflanzen wie der Tiere ist, und daß sie das kleinste uns näher bekannte System bedeutet, das zu selbständigem Leben befähigt ist. Man mag eventuell noch darüber nachdenken, wie es mit der Zellnatur von Bakterien und Viren bestellt sei; im übrigen kann über die obigen Sätze kein Streit sein, weil sie einfach Ausdruck einer Erfahrungstatsache sind, die jederzeit mit dem Mikroskop und dem Experiment nachgeprüft werden kann. Es ist also klar, daß diese Konstatierung eines empirischen Sachverhaltes weder eine „Theorie" heißen, noch irgendwie ernsthaft bezweifelt werden kann. Wir mögen diese Konstatierung mit allem, was sie uns über die zelluläre Organisation im einzelnen berichtet, als „Zellenlehre" bezeichnen.

Wenn sich also bei vielen Autoren der Verdacht regt, daß die „Zellentheorie" inadäquat sei, so muß mit letzterer etwas anderes gemeint sein, als mit jenen empirischen Konstatierungen der Zellen„lehre". Es ist nicht schwer einzusehen, worin der Inhalt der „Zellentheorie" besteht:

Morphologisch bedeutet die Zellentheorie, daß die Zelle (d. h. ein Gebilde mit Zellkern und Zytoplasma) der allgemeine und alleinige „Baustein" des Organischen sei; was sonst noch vorkommt, als Fasern, Membranen, Interzellularsubstanzen u.s.f., sind „Produkte der Zellen". Der vielzellige Organismus bedeutet ein Aggregat von Zellen, die einzeln mit den freilebenden Einzellern zu homologisieren sind.

Ebenso ist physiologisch die Zelle die elementare Einheit der Funktion („Elementarorganismus"). Bereits Schwann warf die Frage auf, ob die Totalität des Lebewesens das Wachstum und die Entwicklung der elementaren Teile (Zelle) bestimme, oder ob umgekehrt der Organismus durch die Grundkräfte der Zellen bestimmt werde, und er entschied sich für die zweite Alternative, so daß also der Grund der Ernährung, des Wachstums und der Entwicklung nicht im Organismus als Ganzem, sondern in den elementaren Teilen, den Zellen, gelegen sei. Der Lebensprozeß eines zusammengesetzten Organismus ist nach O. Hertwig in seiner „Allgemeinen Biologie" das höchstverwickelte Resultat der einzelnen Lebensprozesse seiner zahlreichen, verschieden funktionierenden Zellen. In diesem Sinn sprach Virchow von der Zellularpathologie, Verworn von der Zellularphysiologie.

Analog spielt sich entwicklungsphysiologisch (ontogenetisch) die Erbauung eines vielzelligen Staates aus einer Zelle vor unseren Augen ab; die Zellen sind die Bildnerinnen („Plastiden", Haeckel) des vielzelligen Organismus. Und endlich ist auch phylogenetisch das Zellaggregat oder der Zellenstaat durch den Zusammentritt von Einzelzellen entstanden.

Das Wesentliche an der „Zellentheorie" ist also der additive Gesichtspunkt, in welchem der vielzellige Organismus morphologisch, physiologisch, ontogenetisch und phylogenetisch als eine „Summe" von Zellen resp. Zelleistungen erscheint.

Wenn wir die „Zellentheorie" in der angegebenen Weise scharf formulieren, so sehen wir sofort, daß kaum ein moderner Autor sie vollinhaltlich unterschreiben wird. Wenn sich trotzdem viele als Anhänger der „Zellen-

theorie" bezeichnen, so meinen sie teilweise die nicht als Theorie zu bezeichnende „Zellenlehre" im oben ausgeführten Sinn; von der scharf prononcierten „Zellentheorie" werden manche Anschauungen übernommen, aber jeder moderne Autor dürfte zugeben, daß wir beim Vielzeller nicht nur „die Zellen" und ihre Leistungen kennen müssen, sondern auch die Gesetze der „Beziehungen", in denen sie untereinander und zu den höheren Systemen stehen.

Wenn wir zunächst die physiologische Seite der Zellentheorie ins Auge fassen, so erweisen sich die Zellen gewiß in ihrem Stoffwechsel (als „trophische Einheiten"), in ihrer Teilung, ihrem Tod als Systeme von einer gewissen Selbständigkeit, die jedoch dem System des Metazoenorganismus hierarchisch eingegliedert sind und von der Ordnung des Gesamtsystems abhängen. Die Leistungen des letzteren gliedern sich nicht nach Zellen, sondern nach Organen, welch letztere Teile einer Zelle oder Zellfusion, Einzelzellen oder Zellkomplexe sein können (Heidenhain). Daß das Gesamtleben des Vielzellers nicht als Summe einzelner Zellleistungen, sondern nur als wahre Einheit höherer Stufe verstanden werden kann, das beweist ja schon die Vereinheitlichung des Metazoenorganismus durch unspezifisch-stoffliche (Nahrungsgemeinschaft, Konstanterhaltung des Salzgehaltes, des Wassers, des ph), durch spezifisch chemische (Hormone) und endlich durch nervöse Korrelationen (über die Korrelationen vgl. bes. Starling, 1927).

Daß freilich die zelluläre Gliederung physiologisch von Bedeutung ist, geht am besten daraus hervor, daß die Natur einige Male Organismen ohne dieselbe geschaffen hat: im Pflanzenreich die Siphoneen, im Tierreich Fälle wie der Copepod *Peroderma* (s. u.); dieser Bauplan scheint sich aber — wie aus der Seltenheit dieser Bildungen hervorgeht — nicht bewährt zu haben. Die Unterteilung in Zellen ermöglicht offenbar eine viel reichere Differenzierung des Organismus; der Abschluß der einzelnen Zellaboratorien und die Oberflächenvergrößerung wird sicher auch ein wichtiges Moment sein, endlich kommt die mechanische Funktion hinzu, wie sie von den Zellmembranen und — in anderer Weise — vom Turgor der Pflanzenzellen ausgeübt wird. Andererseits verläßt aber die Natur unbedenklich den streng zellulären Aufbau, wo es physiologisch irgendwie geboten erscheint (Symplasmen, Grundsubstanz, s. u.).

Auch die Explantation kann nicht als Beweis des „selbständigen" Lebens (vgl. unten S. 271) der Metazoenzelle angesehen werden; denn

„es ist nicht möglich, Wachstum und Vermehrung einer einzigen isolierten Zelle in vitro zu bekommen, also eine Reinkultur von Fibroblasten aus einem einzigen Fibroblasten, wie Bakterienkolonien aus einem Bakterium, sondern es gehört bei normalem Gewebe eine bestimmte Menge von Zellen dazu, die miteinander in Konnex stehen müssen. Die Kultur stellt nicht einen Haufen voneinander unabhängiger Zellen dar, sondern sie ist in gewissem Maße ein Teilorganismus, der einem Regenerationsprozesse folgt" (A. Fischer, 1926).

Diese Worte Fischers machen uns recht glücklich darauf aufmerksam, daß das, was bei der Explantation geschieht, im Prinzip eigentlich das gleiche ist, wie bei der Teilung von Keimen u. ähnl. Wenn wir ein

Stückchen Hydra abschneiden, so „regeneriert" es zu einer neuen, kleinen Hydra. Wenn wir ein Stückchen Wirbeltiergewebe abschneiden und in das geeignete Nährmedium bringen, so „regeneriert" es ebenso ein selbständig lebendes Teilsystem — nur mit dem Unterschied, daß das explantierte Epithel oder der explantierte Nerv nicht mehr in der Lage ist, etwa ein vollständiges Hühnchen zu bilden (weil, wie man zu sagen pflegt, seine „Potenzen" zu sehr „eingeschränkt" sind), sondern sich darauf beschränkt, bloß zu wachsen.

Zu analogen Schlüssen kommen wir entwicklungsphysiologisch (ontogenetisch). Auch die Entwicklung ist — wir kommen ausführlich darauf zurück — nichts weniger als eine Summe von einzelnen Zelleistungen, sondern eine Einheitsleistung des gesamten Systems, sei es noch einzellig oder bereits vielzellig. Hier sei nur der Gesichtspunkt gegen die „Plastiden"-lehre erwähnt, daß die Entwicklungsvorgänge nicht nur von einem zellulären System besorgt werden können, sondern ebenso auch von einem vielkernigen Plasmodium, und daß die Grundsubstanz sich weitgehend unabhängig von den Einflüssen der Zellen differenziert.

b) Einzeller und Vielzeller

Was die Homologisierung der Einzelzellen des Vielzellers mit den Einzellern anlangt, so dürfen wir in dem allgemeinsten Charakter der Zellhaftigkeit („Protoplasma mit Kern") gewiß die beiden in Parallele stellen; im übrigen aber ist die Zelle des Vielzellers weder morphologisch noch physiologisch mit dem Einzeller zu homologisieren. Höhere Einzeller, wie etwa die Infusorien, besitzen ja im wesentlichen in ihrer einzigen Zelle die ganze Organisation, die im Vielzeller in vielzelligen Organsystemen entwickelt ist. In witziger Weise weist Ritter (1928) darauf hin, daß die Zytologen bei der Beschreibung eines im Magen des Rindes vorkommenden Infusors exakt dieselben Ausdrücke anwenden wie bei der Beschreibung des Rindes, das diese Geschöpfchen beherbergt: Kopfende, Schwanzende, Proboscis, Mund, Oesophagus, Skelett, kontraktile und reizleitende Fasern u.s.f. Ebenso entspricht physiologisch nur der ganze Leib eines Metazoons dem ganzen Leibe eines Protozoons, indem beide hinsichtlich ihrer fundamentalen Lebensäußerungen weitgehend übereinstimmen.

Wir kommen damit zu der phylogenetischen Seite der „Zellentheorie". Der Hintergrund des Vergleiches zwischen Einzeller und Metazoenzelle ist natürlich der Deszendenzgedanke, nach welchem die „einfachen" Einzeller durch ihre Kolonisation „komplizierte" Vielzeller gebildet hätten. Wenn wir aber auch kaum eine Veranlassung haben, mit Franz (1921) anzunehmen, daß nicht die Einzelligkeit, sondern die Vielzelligkeit das Ursprüngliche sei, so ist doch der phylogenetische Beweis der „Zellentheorie" weit fraglicher als der Darwinismus annahm. Unsere rezenten Einzeller tragen keineswegs den Charakter jener Primitivität und Ursprünglichkeit, den man ihnen seinerzeit zugeschrieben hat. Selbst die Amöbe muß es sich neuerdings gefallen lassen, in ihrem Charakter als „einfachstes Lebewesen" bezweifelt zu werden. Pascher (1930) kommt

zu dem Resultat, daß wenigstens ein Teil der Amöben von Mastigophoren abstammt. Hinsichtlich der Flagellaten hat bereits SCHAUDINN mit feiner Ironie bemerkt: „Nachdem bei der Klasse der Flagellaten, die nach allgemeiner Ansicht als eine der niedrigsten Protozoengruppen gilt, allein beim Studium des Befruchtungsproblems die feineren Bauverhältnisse der Zelle sich ebenso differenziert und kompliziert erwiesen haben wie bei den höchsten Organismen, dürfte die Auffindung jenes einfachen Protoplasmatröpfchens, von dem die tierischen Zellen ihren Ausgang genommen haben, im heutigen Reiche der Protozoen auf einige Schwierigkeiten stoßen." Wir haben schon bei der Besprechung der Mitose gelernt, wie wenig selbst viele der „niedersten" Protozoen dem Charakter der „Primitivität" und „Ursprünglichkeit" entsprechen, daß sie vielmehr weit eher den Eindruck des Abgeleiteten und Aberranten machen, und daß eigentlich die Metazoenmitose „primitiver" aussieht als die vieler Protozoen. Wenn es also natürlich auch heute noch die wahrscheinlichste Annahme ist, daß die Vielzeller irgendwie über Volvox und Mesozoen mit irgendwelchen Einzellern zusammenhängen, so ist das weit eher eine spekulative Forderung als ein Beweis für die „Zellentheorie".

c) Symplasmen

Es muß wohl gesagt werden, daß der Satz „alle Lebewesen bestünden aus Zellen" in dieser apodiktischen Fassung heute nicht mehr berechtigt ist. Erstens besteht der hochdifferenzierte Organismus nicht bloß aus Zellen, sondern es sind in ihm zahlreiche andersartige Bildungen enthalten, welche sich dem Zellbegriff der „Bausteintheorie" kaum einfügen; andererseits wird — wie besonders HEIDENHAIN betonte — die Lehre vom „Zellenstaat" der „ungeheuren Menge von Formelementen, die zwischen der Zelle einerseits und dem Körperganzen andererseits liegen", nicht gerecht.

Im Laufe der histologischen Forschung hat sich immer deutlicher herausgestellt, daß nicht in typische Zellen differenziertes Protoplasma eine relativ bedeutende Rolle spielt. Nach STUDNIČKA (1929) können wir die betreffenden Gebilde folgendermaßen einteilen:

1. Polykaryozyten — vielkernige Zellen, die sich jedoch benehmen wie typische einkernige Zellen, was in günstigen Fällen durch ihre Zentrierung (Vorhandensein eines Zytozentrums) ausgedrückt erscheint.

2. Synzytien — protoplasmatische Gebilde mit vielen zerstreuten Kernen, die nicht zentriert sind, sich auch in ihrem Aussehen von den Zellen vollkommen unterscheiden und die — ebenso wie sonst Zellen — „Elementarbestandteile" von Geweben bedeuten.

3. Plasmodien— vielkernige Gebilde, die aber nicht „Elementarbestandteile" des Körpers oder eines Gewebes bilden, sondern einen besonderen Zustand der Gewebe selbst bedeuten.

Alle diese Gebilde können unter dem Namen „Symplasmen" zusammengefaßt werden (STUDNIČKA verwendet freilich dies Wort nicht so). Selbstverständlich bestehen zwischen den einzelnen Typen Übergänge.

Die klassischen Beispiele sind im Pflanzenreich die „nichtzelligen" Siphoneen sowie die Myxomyceten-Plasmodien.

Bei den Protozoen haben wir neben den typisch einkernigen auch vielkernige (z. B. Foraminiferen).

Bei den Metazoen ist ein typisches Beispiel die superfiziale Furchung dotterreicher Eier, bei der sich zunächst bloß die Zellkerne teilen, die dann an die Peripherie wandern und zu Zentren von Zellen werden. Hinsichtlich der Metazoengewebe sei ein besonders eindrucksvolles Beispiel erwähnt: der parasitische Copepod *Peroderma cylindricum* besteht zum größten Teil aus synzytialen Massen, die nicht den Zellen, sondern den Geweben zu homologisieren sind (Monterosso, 1926). Von den nicht typisch zellulären Geweben des erwachsenen Metazoons seien erwähnt: die „plasmodialen" Epithelien bei vielen Evertebraten; symplasmatische Zustände in den Gonaden, ebenso im Mesenzym; besonders im Muskelgewebe, wo vielkernige Synzytien und Plasmodien für die Differenzierung der Muskelfibrillen besonders geeignet erscheinen; speziell die synzytiale Natur des Herzmuskels wird betont; im Nervengewebe ist synzytial das „Neuroplasmodium", woraus sich das Nervengewebe der Vertebraten entwickelt, und das den früher an dieser Stelle vorhandenen zelligen Aufbau ersetzt (vgl. das Referat von Studnička, 1929).

Es ist klar, daß Fälle wie die Siphoneen, wo innerhalb einer einzigen, riesigen „Zelle" eine Differenzierung mit Wurzeln, Blättern, Stämmen, vergleichbar derjenigen vielzelliger Pflanzen, vorkommt, der Lehre von den Zellen als „Bausteinen" des Ein- und Vielzellenkörpers Schwierigkeiten bereiten. Sachs hat bekanntlich versucht, durch den Begriff der „Energide", bezeichnend einen Zellkern mit dem von ihm physiologisch beherrschten Zytoplasma, diese Schwierigkeiten zu beseitigen: jene Lebensformen wären zwar nicht aus typischen „Zellen" aufgebaut, wohl aber aus „Energiden", die etwa mit nackten Zellen vergleichbar sind. Der hauptsächliche Einwand gegen die Energidenlehre ist, daß in sehr vielen Fällen von Synzytien und Plasmodien das Zytoplasma nicht unter dem Einfluß bestimmter Zellkerne zu stehen scheint, so daß also eine Abgrenzung der Plasmaterritorien der einzelnen „Energiden" (die doch gerade zur Rettung der „Bausteintheorie" angenommen werden) nicht möglich ist.

Von neueren Autoren hat besonders M. Hartmann (1925) die Energidenlehre auszubauen versucht. Er erkennt, daß die Sachssche Formulierung „zu sehr stoffwechselphysiologisch" gefaßt ist. „Polyenergid" soll nach ihm nur bedeuten, daß in einer solchen Zelle bereits viele individualisierte Kerne, Energiden, vorhanden sind, welche die Potenz haben, nach Teilung (sei es natürlicher bei der Fortpflanzung oder auch einer experimentellen) mit beliebigem Protoplasma wieder ein typisches Individuum der Art zu bilden. So ist z. B. der rosenkranzförmige Kern des *Stentor* polyenergid, weshalb eine „Perle" bereits zur Herstellung eines ganzen Individuums genügt.

Aber auch die Hartmannsche Formulierung ist wohl nicht frei von Bedenken. Zunächst ist sie offenbar zu sehr auf die Protisten zugeschnitten; wenn wir nach den „Energiden" in einem tierischen Plasmodium fragen, so können wir offenbar das Kriterium nicht verwenden, daß eine Energide „die Potenz habe, ein typisches Individuum der Art zu bilden". Man muß also die Energidendefinition ummodeln, etwa so: „Eine Energide ist ein Kern, der das gesamte Erbmaterial, d. h. den typischen Chromosomenbestand des betreffenden Organismus, enthält, samt dem zugehörigen

Protoplasma." Gerade bei dieser Formulierung kommt uns aber der Verdacht, daß wohl unter dem Begriff „Polykaryozyten" und „Synzytien" ganz verschiedenartige Dinge zusammengefaßt sind. Es spielen hier die noch völlig ungeklärten Probleme der Amitose hinein. Sind die angeblich durch Amitose entstehenden Kerne vielkerniger Zellen (z. B. der Leberzellen nach JACOBJ) „Energiden" im eben definierten Sinn? Wenn ja — wie stellt die Amitose es an, das sonst von der Mitose verrichtete Geschäft der gleichmäßigen Verteilung des Erbmaterials zu besorgen? Wenn nein (was wahrscheinlicher ist, da die bis jetzt angegebenen Befunde von normaler Mitose nach Amitose fragwürdig sind) — dann gäbe es Kerne, die keine Energiden sind — nur alle Kerne der Leberzelle zusammen würden eine Energide bedeuten.

Jedenfalls bedeutet auch der HARTMANNsche Energidenbegriff keine Rettung der „Zellentheorie" im strengen Sinn. Wenn eine „Energide" mit beliebigem Protoplasma ein Artindividuum liefern kann, so ist damit eben zugestanden, daß die Zelle im Sinne einer räumlich (klassische Zellentheorie) oder physiologisch (Energide im SACHSschen Sinn) abgegrenzten Einheit nicht der einzige und allgemeine „Baustein" des Organischen sei. Von den „Zellen" im alten Sinn bleibt auch in HARTMANNS Formulierung nichts übrig als die Notwendigkeit des Kernes und seiner Wechselbeziehungen zum Plasma. Der Ausdruck „polyenergide Zelle" mag uns weiter angängig erscheinen für „Polykaryozyten" und etwa noch „Synzytien" nach obiger Definition, aber für „Plasmodien", die ein ganzes, nicht in typische Zellen unterteiltes Gewebe darstellen — man denke an das *Peroderma* oder den Herzmuskel — scheint er doch nicht anwendbar; man kann hier weder davon sprechen, daß das Gewebe „aus Zellen bestehe", noch, daß es eine „polyenergide Zelle" darstelle.

Wenn wir von den Versuchen, die Zelltheorie auch gegenüber den symplasmatischen Gebilden zu halten, zu jenen übergehen, sie auf Grund derselben zu bestreiten: so ist zunächst nicht viel damit getan, wenn wir mit DOBELL die Protozoen als „nicht-zellig" bezeichnen. WHITMAN hat aus den synzytialen Gebilden Stützen seiner „inadequacy of the cell theory" abgeleitet: der Trichter des Exkretionsorgans der Anneliden z. B. besteht einmal aus gut differenzierten Zellen, ein anderes Mal aus einer synzytialen Plasmamasse, so daß also der Aufbau eines Organs aus Zellen oder nicht-zelligem Protoplasma für dessen Funktion nebensächlich sein muß. Am weitesten ist ROHDE (1914, 1923) gegangen, der das gewohnte Verhältnis geradezu umkehrte, indem er nicht die Zellen, sondern vielmehr nicht in Zellen gegliederte, vielkernige Plasmodien als das Ursprüngliche ansah. Er geht aus von Verhältnissen, wie demjenigen der plasmodialen Siphoneen zu den Siphonocladaceen, die nur im Anfang ihrer Entwicklung ein einheitliches, vielkerniges Plasmodium bilden, während in der Folge Querscheidewände auftreten: die Zellen entstehen also unabhängig von den Kernen. Einen ganz analogen Ursprung der „Zellen" durch die Unterteilung eines ursprünglich einheitlichen, vielkernigen Plasmodiums, das erst sekundär in Zellen zerfällt, findet ROHDE in den mannigfachsten anderen Beispielen, hinsichtlich derer auf das Original verwiesen werden muß.

Selbstredend geht Rohde viel zu weit; es ist verfehlt, die offensichtliche Tatsache der überwältigend vorherrschenden zellulären Gliederung der organischen Systeme wegdisputieren zu wollen. Die beiden grundlegenden Fehler scheinen die zu sein: erstens übersieht Rohde, daß sicher die synzytialen Bildungen nicht — wie er meint — das Ursprüngliche, sondern etwas Abgeleitetes sind (vgl. Studnička, 1929). Die Annahme des synzytialen Ursprungs der Metazoen und Metazyten und die aus der Existenz von Plasmodesmen gefolgerte „plasmodiale" Natur des Metaphytenkörpers bedürfen keiner Kritik. Der zweite Fehler aber ist der, daß Rohde, in seinem löblichen Bestreben, die Einheit des Organismus zu betonen, diese unbedingt in grob morphologischer Form wahrhaben will. Diese Einheit kann allerdings morphologisch in Form eines Plasmodiums verwirklicht sein; sie kann — in einer unscheinbareren Form — gegeben sein durch Plasmodesmen (Zellverbindungen sind aber keineswegs überall in den tierischen Geweben vorhanden), sie kann aber ebensowohl rein dynamisch und physiologisch sein. Trotzdem ist das von Rohde hervorgehobene Prinzip der zelligen Unterteilung eines ursprünglich vielkernigen Symplasmas sicher in vielen Fällen verwirklicht.

Wenn wir also versuchen, aus den widerstreitenden Tatsachen und Anschauungen ein gerechtes Fazit zu ziehen, so ist zu sagen, daß die Zelle uns auch heute als das weitaus verbreitetste und primäre Strukturelement des Lebendigen erscheinen darf. Insoweit hat die „Zellentheorie" recht. Sie hat aber unrecht, daß die zelluläre Struktur die einzig mögliche ist. Worauf es ankommt, das ist ein gewisses Wechselspiel zwischen Kern und Zytoplasma. Ob dies Wechselspiel nun in typischen, abgegrenzten Zellen vor sich geht oder in der Form Sachsscher Energiden, wobei zwar morphologisch keine scharfen Grenzen vorhanden sind, aber doch ein bestimmter Plasmabereich einem bestimmten Nukleus untersteht, oder ob endlich überhaupt nur Kerne mit Plasma zusammenwirken (wobei man noch von Hartmannschen Energiden sprechen mag) — das scheint von einigermaßen sekundärer Bedeutung zu sein. In diesem Sinn geht die Behauptung der „Zellentheorie", „daß alle Organismen aus Zellen bestehen", sicher viel zu weit, da als „Bausteine" des Lebendigen auch andersartige Gebilde in Frage kommen, die nicht als „zellulär" im alten Sinn aufgefaßt werden können.

d) Die Grundsubstanz

Als letztes Problem der Zellentheorie haben wir die Frage nach der Interzellular- oder Grundsubstanz zu behandeln. Es ist das wohl eine der schwierigsten Fragen der mikroskopischen Anatomie, die wir nur in den knappsten Zügen, soweit sie für unser Problem von Interesse sind, behandeln können. Die Vielheit der unter diesen Begriff fallenden Substanzen: Kittsubstanz, Grundsubstanz der Gallertgewebe, des Bindegewebes, Knorpels, Knochens, Dentins, ist so groß, daß man eigentlich von vornherein den Eindruck nicht los wird, daß vielleicht eine einheitliche Betrachtungsweise aller dieser Gebilde gar nicht am Platze ist. Eng verknüpft ist weiter das Problem der Interzellularsubstanz mit dem — aber-

mals nicht völlig geklärten — der Fibrillenbildung. Schließlich kann das Problem gar nicht im Hinblick auf die morphologische Wertigkeit allein behandelt werden, sondern mit dieser ist eng die Frage nach der Genese der Grundsubstanz verknüpft, die weit über den Gegenstand dieser Erörterungen hinausgreift.

Es stehen sich hinsichtlich der Entstehung der Grundsubstanzen zwei Theorien gegenüber. Für die klassische Zellentheorie erschienen sie als die toten Abscheidungen der allein lebenden Zellen — also etwa vergleichbar den ja sicher toten Zellulosemembranen der Pflanzenzellen. Eine etwas andere Auffassung ist die Fibrillentheorie, nach der die Interzellularsubstanzen als das Produkt einer fibrillären Koagulation betrachtet werden (z. B. Nageotte, 1922; Heringa und Lohr, 1926). Maximow hat in in-vitro-Kulturen keinen Beweis für die Annahme gefunden, daß argyrophile und kollagene Fasern in den Zellen selbst oder in einem hypothetischen Exoplasma entstehen. Auf der andern Seite haben wir die „Umbildungstheorie", nach der die Grundsubstanz durch eine Umwandlung des Protoplasmas entsteht. Heidenhain stellt in diesem Sinn dem „Protoplasma" der Zellen das „Metaplasma" der Grundsubstanz gegenüber. Studnička spricht vom „Exoplasma", das bei einzelnen Zellen z. B. dicke „Krusten" oder „Kapseln" bilden kann; sind diese Exoplasmen in einem Gewebe von Anfang an verschmolzen, so kann man von einem „Synexoplasma" sprechen, aus dem die Grundsubstanz wird. Nach Rohde entstehen die fibrillären und faserigen Bildungen, unbekümmert um irgendwelche Zellgrenzen, im vielkernigen Plasmodium, durchziehen als einheitliche Bildungen weite Strecken und zeigen dadurch, daß sie nicht Differenzierungsprodukte der einzelnen Zellen sind. Im Knorpel differenziert sich aus dem primären Plasmodium eine Grundsubstanz; die Zellen sind nichts anderes als die nicht zu Grundsubstanz verwandelten kernhaltigen Reste des ursprünglichen Plasmodiums.

Von Interesse ist vor allem die Frage, ob die Grundsubstanz „tot" oder „lebendig" ist. Die erstere Annahme ist offenbar mit der Sekretionstheorie, die letztere mit der Umbildungstheorie eng verknüpft — wenngleich selbstredend auch bei Annahme der Umbildungstheorie die Grundsubstanz als „abgestorben" aufgefaßt werden könnte.

Für die nicht-lebende Natur der Zwischensubstanzen seien die Versuche von Nageotte angeführt, daß mit Alkohol oder Formol abgetötete Bindegewebspfropfstücke (Sehnenstücke) einwachsen, als ob sie nie abgetötet worden wären; sie besiedeln sich mit den Fibroblasten und Gefäßen des Wirtes und bekommen ebenso wie bei einer per-primam-Einheilung den direkten Anschluß an das Wirtsgewebe. Allerdings wurden diese Ergebnisse von Weidenreich (1926) und Busacca nicht bestätigt. Weidenreich meint, daß es sich nicht um eine Wiederbelebung, sondern um einen Ersatz des Transplantats durch das Wirtsgewebe handelt. Bestätigt wurden Nageottes Ergebnisse hingegen von Beykirch und Meyer (1930); die Sache ist also ungeklärt. Als weitere Argumente seien die Tatsache, daß die Zwischensubstanzen aus relativ einfachen Stoffen aufgebaut sind, sowie der Mangel einer Reizbarkeit in ihnen genannt.

Auf der andern Seite zeigen, z. B. nach HEIDENHAIN (1907), die Interzellularsubstanzen Stoffwechsel, Wachstum, formative Kräfte und sogar eine gewisse Aktivität. Er meint darum, daß der Begriff der „lebenden Masse" viel allgemeiner sei als der Zellbegriff. Speziell die von den Zellen weitgehend unabhängigen Vorgänge des Wachstums und der Differenzierung der Grundsubstanzen werden als Beweis ihrer Vitalität angeführt (HEIDENHAIN, ROHDE).

Es scheint, daß die „organismische" Auffassung auch einiges zur Klärung der Stellung der Interzellularsubstanzen im Organismus beitragen kann. Wir meinen zunächst, daß der Streit nach der „Vitalität" der extrazellulären Gebilde — ganz ebenso wie jener über die Vitalität der unterzellulären — letzten Endes aus dem Mangel einer richtigen Definition dessen beruht, was „lebendig" heißen soll. Irgendwelche einzelne Eigenschaften und Prozesse — etwa „Wachstum", „Formgestaltung", ja selbst „Reizbarkeit" genügen nicht zur Definition des „Lebens"; wir werden solche stets auch an anorganischen Gebilden aufzeigen können. Nur das Zusammenspiel aller dieser Prozesse — so wie es in unserer Definition näher ausgeführt wurde — genügt zu der Behauptung, daß ein Ding „lebendig" sei. Das gilt vor allem auch für unser Problem; das bloße Wachstum und die Formgestaltung der Interzellularsubstanzen genügt nicht zur Behauptung ihrer „Lebendigkeit". Die von den Zellen unabhängige Fibrillenbildung in der Grundsubstanz, auch bei mechanischen Einflüssen (vgl. die Versuche von WEISS, S. 306), ist sicher mit kolloidalen Strukturbildungen vergleichbar. Legen wir unsere Lebensdefinition zugrunde, so ist also die Grundsubstanz nicht als selbständig „lebendig" zu bezeichnen. Darum zeigt sie auch, von den Zellen isoliert, keine Lebensfähigkeit. Zweitens aber wird die organismische Biologie, statt der Formulierung, die Grundsubstanz sei abhängig „von den Zellen", die präzisere wählen, sie sei abhängig „von den lebendigen Systemen (Gewebe)". Diese Formulierung entspricht viel besser der Tatsache, daß die Bildung derselben sicher nicht eine Summe von einzelnen Zelleistungen ist, sondern eine Einheitsleistung des ganzen, oft symplasmatischen Systems. Drittens ist unschwer einzusehen, daß die Annahme der Vitalität der Grundsubstanz eng mit der Hypothese der „durch und durch lebendigen Substanz" verknüpft ist. Wenn wir im Gegensatz einerseits zu der Auffassung, daß die Zellen das eigentlich und einzig Lebendige sind, andererseits zu der Auffassung, daß die „lebende Masse" „durch und durch" lebendig sei, die Lehre setzen, daß das Leben im Sinn unserer Definition stets an Systeme gebunden ist, dann bereitet uns die Einordnung der Interzellularsubstanzen keine Schwierigkeit. Wir haben dann weder in den Geweben auf der einen Seite „lebendige" Zellen, auf der andern „tote" Grundsubstanz, noch auch sowohl „lebende" Zellen, wie „lebende" Grundsubstanz; sondern „lebendig" sind im Rahmen des in hierarchischer Ordnung aufgebauten, vielzelligen Organismus erstens die einzelnen Zellen, zweitens die Gewebe als ganze Systeme, und im Rahmen der letzteren spielen die Interzellularsubstanzen ungefähr eine ähnliche Rolle, wie im Rahmen der Einzelzelle etwa die Membranen, Fibrillen, die ja auch nicht für sich „lebendig" sind, aber

ebenso sicher zu dem als Ganzem „lebenden" System der Zelle gehören. Wir können also gut die „Umbildungstheorie" annehmen, ohne sie erstens in einen absoluten Gegensatz zur „Sekretionstheorie" zu stellen, und ohne zweitens den Grundsubstanzen „Leben" oder vielmehr ein paradoxes Halb- oder Viertelleben zuschreiben zu müssen. Es fügt sich dieser Auffassung auch die Tatsache ein, daß die Fibrillenbildung in der Grundsubstanz weitgehend unabhängig von den Zellen erfolgt, ohne daß wir ihr darum ein gespenstisches Leben zutrauen müssen. Auf dieselbe Weise löst sich auch das noch sonderbarere Problem, daß zum „lebenden" Metaphytenkörper zweifellos „tote" Teile, wie Zellulosemembranen, Kork u.s.f. dazugehören; das ist genau so, wie daß zu „lebenden" Zellen unbedingt auch „tote", ergastische Bestandteile gehören; „lebendig" ist eben immer nur das System, aber es ist damit nicht gefordert, daß alle (im ersteren) oder auch nur einige seiner Bestandteile (im letzteren Fall) für sich „lebendig" sein müssen.

Wenn wir also versuchen, das morphologische Fazit der „Zellentheorie" zu ziehen, so erweist sich diese auch in dieser Richtung als zu eng. Wir vermögen dem keine bessere Formulierung zu geben, als die bekannte von Heidenhain:

„Es stellt sich somit heraus, daß zwar die Erzeugung von Zellen während der Entwicklung in weitestem Umfang ein Prinzip der Bildung der organischen Formen ist (Schwann), daß aber schließlich aus den Zellen Formbestandteile hervorgehen, welche zum Teil nicht mehr Zellen, sondern Bildungen sui generis sind (Muskelfasern, lang ausgewachsene Neuronen, eventuell Herzmuskelfleisch, ferner Bindegewebsbündel u.s.f.). Demnach ist der Körper hochorganisierter Geschöpfe eine Assoziation ungleichwertiger Formbestandteile (Bindegewebsbündel, elastische Fasern, Zellen, Muskelfasern u.s.f.). Die ältere Vorstellung, daß der Körper der Metazoen sich, im Grunde genommen, aus einer Summe gleicher physiologischer Einzelindividuen — den Zellen — zusammensetze, ist um so weniger möglich, weil die morphologisch trennbaren Zellenkörper zu höheren physiologischen Einheiten zusammentreten, welche gegebenenfalls in sich zusammenhängende, kontinuierliche Differentiationen erzeugen (Bindegewebsfibrillen, Nervenfibrillen, Epithelfasern usw.)."

Studnička sagt: „Diese Behauptung (daß der Metazoenkörper aus Zellen „bestehe") ist unrichtig. Nur der Körper einiger ganz primitiver Tiere, einer *Salinella* z. B., ist bloß aus Zellen zusammengesetzt, sonst kommen überall im Metazoenkörper auch andere Gebilde, Fasern, Netze und Massen usw. vor, und man kann dann bloß behaupten, der fertige Metazoenkörper ‚enthalte' die Zellen."

Wir dürfen also sagen, daß die „Zellentheorie" nach allen Gesichtspunkten, dem morphologischen, physiologischen, ontogenetischen und phylogenetischen, als unzureichend erkannt wurde; an ihre Stelle muß eine andere Auffassung, die „Systemtheorie" treten. Die tatsächlichen Konstatierungen der „Zellen*lehre*" im oben ausgeführten Sinn bleiben natürlich dadurch vollkommen unangetastet. Die wesentlichen Momente der „Systemtheorie" sind, daß sie zwar einerseits in den Zellen das kleinste zu selbständigem Leben befähigte System anerkennt, aber *morphologisch* neben den Zellen auch Symplasmen und Grundsubstanz als „Bausteine" des vielzelligen Organismus berücksichtigt; daß sie *physiologisch* die Abhängigkeit des Lebensgeschehens nicht nur von den Elementen, sondern

auch von den übergeordneten Systemen, letzthin vom Gesamtorganismus, betont; daß sie ontogenetisch den Organismus als ein einheitliches System betrachtet; und daß sie phylogenetisch auf die Grenzen der Homologisierung von Einzeller und Vielzellerzelle hinweist. Um zu klaren Vorstellungen über den Aufbau des vielzelligen Organismus zu gelangen, dem — wie schon erwähnt — die Lehre von den Zellen als Bausteinen nicht gerecht wird, benötigen wir den Begriff der hierarchischen Ordnung, den wir nun in verschiedenen Fassungen kennenlernen werden[1]).

9. Heidenhains synthetische Theorie

Der hervorragendste Versuch zur Überwindung der Zellentheorie ist die Synthesiologie Heidenhains (1923, 1929, vgl. auch die ausgezeichnete Darstellung Huecks, 1926). Wie aus einer bloßen Summe von Zellen die Einheit der Form, die Totalität des Körpers sich gestaltet, wurde in der Zellentheorie kaum in Erwägung gezogen. Vor allem umfaßte sie weder die Interzellularsubstanzen noch die „außerordentliche Fülle von Gliederungen" zwischen der Zelle und dem Körperganzen. So muß an die Stelle der bisher einzig geübten analytischen Methode der Anatomie eine synthetische Morphologie (Synthesiologie), an die Stelle der Zellentheorie eine neue Auffassung treten, die Heidenhain als „Theorie der genetischen Systeme" bezeichnet.

Der grundlegende Begriff ist derjenige des Histosystems, dessen allgemeinstes Charakteristikon die Fähigkeit zur Fortpflanzung durch Teilung (effektiv, d. h. des fertigen Organs, oder „in der Anlage") darstellt. Die Durchspaltung der Histosysteme geht von einer vollständigen „Diachorese" über die bloße Entstehung „polymerer Systeme" bis zur bloßen „inneren Teilung", die sich nur durch das Wachstum in konstanten Proportionen bei dem betreffenden System verrät. Diese Histosysteme ordnen sich in aufsteigenden Kreisen an bis zur Totalität des Gesamtkörpers, indem immer ein übergeordnetes System untergeordnete einschließt (Schachtelung, Enkapsis). So sind z. B. im Muskel als „Histomeren" folgende Systeme eingeschaltet: Fibrillen, Säulchen, Muskelfasern, endlich der makroskopische Muskel. Das Histosystem „Zelle" besteht aus Kern, Zytoplasma, Golgi-Apparat u.s.f. — das Histosystem „Kern" seinerseits aus Chromosomen und Kernsaft — das Histosystem „Chromosom" aus Chromiolen und Lininfäden u.s.f.

Die Fortpflanzung durch Teilung ist offensichtlich bei der Zelle, dann ebenso bei den Zellorganellen (Kern, Chromosomen, Plastiden); derartige

[1]) Der Unterschied der obigen Formulierung zu der von Histologen wie Heidenhain, Studnička, Rohde u. a. vertretenen „Einheitstheorie" liegt darin, daß wir aus den angegebenen Gründen den Grundsubstanzen nicht den Charakter des „Lebens" zuschreiben. Ferner setzen wir an die Stelle des „lebende Masse" „lebendes System" und bringen damit die Ablehnung des Begriffes der „durch und durch lebenden Substanz" zum Ausdruck. Wir möchten annehmen, daß unsere Formulierung eine allgemein akzeptable, die verschiedenen, einseitigen Auffassungen vereinigende Lösung darstellt.

zur Fortpflanzung durch Teilung befähigte Histosysteme sind jedoch ebensowohl unter als auch über dem Niveau der Zelle gegeben. Nach HEIDENHAIN muß die Teilung nach unten eine Grenze haben, wenn nicht Teilprodukte entstehen sollen, die nur noch Molekularstruktur, aber keine organische Struktur mehr haben. Die letzten Teilkörperchen, die noch die Fähigkeit der Assimilation, des Wachstums und der Vermehrung durch Teilung haben, sind die HEIDENHAINschen Protomeren. Wie bereits oben ausgeführt, wird das „Gesetz des Wachstums in konstanten Proportionen" durch JACOBJS Untersuchungen erwiesen, die nach der Protomerenlehre dahin gedeutet werden, daß die Protomeren bei der Teilung durchgespalten werden. Die Bedenken gegen die Protomerenlehre wurden schon ausgesprochen.

Ebenso gibt es überzelluläre Systeme, welche durch das Vermögen der Fortpflanzung durch Teilung ausgezeichnet sind. Diese Annahme liegt überall dort nahe, wo der typische Aufbau eines Organes durch die fortwährende Wiederholung bestimmter Formwerte gegeben ist. Diese Organe werden also durch Teilung, Spaltung oder Knospung bestimmter Teilkörper entstanden sein, die bei der Teilung nicht vollständig auseinanderfallen, sondern vielmehr zu einem Histosystem höherer Ordnung zusammentreten, welch letzteres seinerseits wieder Teilungsfähigkeit besitzt und die Basis noch höherer Teilsysteme bilden kann u.s.f. Als typisches Beispiel für das Prinzip der Synthese von Teilkörpern zu höheren Systemen auf Grund der Einschachtelung sei der Aufbau des Muskels in einem Schema (nach HUECK) reproduziert:

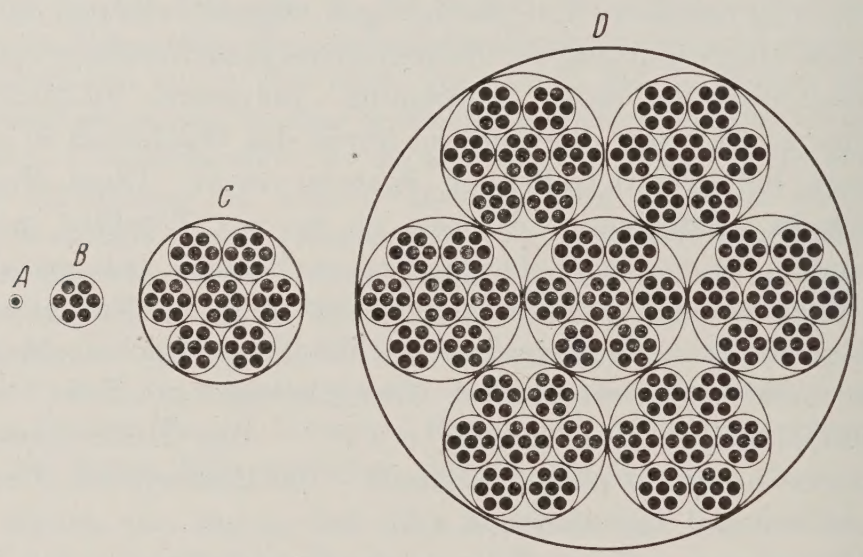

Abb. 1.

In A ist der Querschnitt einer Fibrille angegeben; durch Teilung in eine bestimmte Zahl von Tochterelementen entsteht das Histosystem höherer Ordnung B, durch weitere Teilung und Synthese B, C u.s.f. Weitere Beispiele ergeben vor allem die „teilungsfähigen Drüseneinheiten" oder „Adenomeren", die sich bei der Teilung nicht vollständig durchschnüren, sondern im Zusammenhang bleiben, was bei Wiederholung des Vorganges und Streckung in der Achsenrichtung durch „Stockbildung" die Drüsen-

bäumchen ergibt. Ähnlich läßt sich die Teilkörpernatur anderer Organe, wie Darmzotten, Geschmacksknospen, Nieren u. s. f. dartun. Einen hervorragenden und anschaulichen Nachweis bedeuten die neuerdings (1929) von Heidenhain untersuchten Laubblätter, deren außerordentliche Vielgestalt sich auf Grund seiner Lehre deduktiv, durch geometrische Konstruktionen, ableiten läßt: bei Zugrundelegung eines Schemas der dichotomischen Spaltung der Vegetationspunkte und der Voraussetzung der Streckung der Achsen (wobei also bei jeder Achse einerseits ein Zweig seitlich abzweigt, der andere Zweig aber zur Hauptachse wird, bei der nächsten Dichotomie der eine Zweig nach der entgegengesetzten Richtung abzweigt und der andere zur Hauptachsenrichtung wird u. s. f.) lassen sich alle die so verschiedenartigen, manifesten Blattformen ableiten.

Als Mittel der Korrelation haben wir im höheren Organismus Hormone, Nervensystem, mechanische Verhältnisse (z. B. innerhalb des Skelettsystems) gegeben. Als elementarste Form aber scheint die unmittelbare Übertragung von Erregungen von Zelle zu Zelle zu fungieren. Das einfachste dieser Verhältnisse ist die Kern-Plasma-Relation in der Zelle. Zwischen Zelleib und Chromatinsubstanz besteht ein dynamisches Wechselverhältnis, vergleichbar etwa dem Tonus des Nerv-Muskel-Systems, welches als „Syntonie" bezeichnet wird. Es kann angenommen werden, daß auch die Korrelation unter Zellen und damit die Einheit der Histosysteme höherer Ordnung auf dieser Syntonie basiert, die auf dem Wechselverhältnis zwischen Kern und Plasma beruht und trotz der Zellteilung in der Totalität des vielzelligen Gebildes fortbesteht. Die Syntonie ist „eine Naturkraft, die aus der spezifischen Organisation der lebenden Materie sich entwickelt". Sie kann im Experiment aufgehoben (z. B. Merotomieversuche an Keimen) wie auch hergestellt werden (im Verschmelzungsversuch, Driesch, Mangold).

Auf diese Weise erscheinen also „Fortpflanzung durch Teilung" und „Synthese" als verschiedene Seiten des gleichen Vorganges. Teilung und Synthese in ihren mannigfachen Formen (innere Teilung, Polymerisierung, Diachorese, Stockbildung) führen nach Heidenhain zur Bildung der mannigfach enkaptisch aufeinandergeschichteten Formwerte des Organismus. Die auf der Teilungsfunktion beruhende Rhythmik des Entwicklungsgeschehens wiederholt sich in Organen der verschiedensten Art und Stufe, sowohl bei Tieren und Pflanzen, so daß z. B. die tierischen Drüsen und die pflanzlichen Blätter direkt vergleichbar werden; andererseits wird eine exakte Grundlegung der Morphologie möglich, indem sich auf diesem Wege algebraische Fassungen ergeben. Sicher ist die Vermehrung durch Teilung ein wichtiges (aber natürlich nicht das einzige) Formbildungsprinzip.

10. Woodgers logistische Theorie der Organisation

Einen Versuch, zu einer Klärung der „Organisation" zu gelangen, stellen Woodgers (1930/31) Untersuchungen dar, der mit Hilfe der Logistik ein in der Biologie anwendbares Ordnungssystem entwickelt.

Woodger unterscheidet zunächst verschiedene Arten von „Differenzen". Es gibt die „manifeste" Differenz (D_m) zwischen zwei Dingen a und b, die unmittelbar

beobachtet wird; aus ihr erschließen wir mit Hilfe des „Kausalpostulats" die „innere" (intrinsic) Differenz (D_i). In logistischer Formel: wenn (a) D_m (b), so (a) D_i (b). D_m impliziert offenbar D_i, aber nicht umgekehrt. Die innere Differenz ist entweder eine spezifische Differenz (D_s), wenn die Differenzen zweier Dinge nicht von deren „Umgebung" (E) abhängen, oder eine relationale Differenz (D_r), wenn dieselben von der Umgebung abhängen.

Diese Unterscheidung zwischen „innerer" und „relationaler" Differenz (oder, weniger präzis ausgedrückt, zwischen inneren und relationalen „Eigenschaften") kommt bereits für biologische Probleme in Betracht. Es sei zunächst zur Veranschaulichung ein Beispiel aus einer „sozialen Hierarchie" herangezogen: einem in England geborenen Kind kommen als „innere Eigenschaften" Atmung, Stoffwechsel u.s.f. zu; „relationale Eigenschaften" sind z. B., wenn es englisch spricht oder als Steward auf ein Schiff geht. Als Robinson auf einer Insel ausgesetzt, verliert er diese relationalen Eigenschaften und kehrt zu einem allgemeineren Zustand zurück, worin er hauptsächlich die „inneren" Eigenschaften zeigt — ebenso wie etwa eine explantierte Zelle in der Gewebekultur ihre Differenzierung — als „relationale" Eigenschaft — verlieren kann. Diese „relationalen" Eigenschaften (resp. Differenzen) sind von größter Bedeutung im Organischen; gerade hier versagt die Maschinentheorie; denn bei letzterer weisen die Teile nicht andere Eigenschaften auf im Ganzen als isoliert.

Das leitet über zu der Frage, was mit einem „organisierten Einzelding" gemeint ist. Eine Mischung von zwei einatomigen Gasen bedeutet kein organisiertes Ganzes; denn es bestehen hier keine Beziehungen zwischen den Atomen; darum zeigt auch jeder beliebig entnommene Teil die gleichen Eigenschaften wie jeder andere. Schlägt etwa ein Funke durch und tritt eine chemische Verbindung ein, so werden sich die Atome z. B. in Paaren zu einer Verbindung vereinigen. Damit sind je zwei Atome in eine besondere Relation getreten. Jedes Paar ist nun ein organisiertes Ding; fassen wir jedoch alle Paare zusammen, so haben wir doch einen bloßen „Stoff", eine bloße „Quantität von Materie". Nehmen wir nun aber an, daß alle Paare einen einzigen, großen Kristall bilden, so haben wir nun ein „organisiertes Ding". Zwei organisierte Dinge können sich unterscheiden 1. durch die Art, 2. durch die Zahl, 3. durch die Beziehungen der Teile („Postulat der analytischen Interpretation"). Bei jeder Veränderung eines Dinges haben wir vorauszusetzen, daß eine dieser drei Typen der Interpretation (oder eine Kombination derselben) anwendbar sein muß.

Es folgt aus dem oben Gesagten, daß der häufig in der Biologie gebrauchte Begriff des „Materials", der „Substanz" („organbildende Materialien", „Erbsubstanz", „lebende Substanz" u.s.f.) sich lediglich auf einen chemischen „Stoff" bezieht, und von der Organisation abstrahiert; darum sind diese Begriffe nur anwendbar auf homogene Dinge, nicht aber auf Organismen oder ihre Teile (abgesehen von „Konstituenten", die außerhalb der räumlichen Hierarchie des Organismus liegen, s. u.).

Hierarchische Ordnung im abstrakten Sinn — exemplifiziert etwa durch ein Quadrat, welches in vier kleinere Quadrate geteilt ist, diese abermals in vier u.s.f. — bedeutet: ein Einzelding W ist analysierbar in „Glieder" (M), die in einer Beziehung R (oder einer Potenz derselben, in dem erwähnten Beispiel: „ein Viertel zu sein") zu W stehen, und wobei

die Glieder M weitere Glieder m besitzen, die in der Relation R zu den Gliedern M stehen.

Hier sind einige Begriffe besonders wichtig. „Niveau“: eine Klasse aller Glieder, deren jedes zu W in derselben Potenz von R steht. In jeder Hierarchie gibt es mindestens zwei Niveaus: das höchste Niveau, von welchem kein Glied in der Relation R zu einem andern Glied, aber jedes in R zu W steht; sowie das niederste Niveau, das weiterer Analyse nicht zugänglich ist. „Gemeinschaft“ (assemblage): jedes Glied M, sofern es nicht dem niedersten Niveau angehört, das weiterer Analyse unfähig ist, ist analysierbar in eine Klasse weiterer Glieder m_1, m_2... m_n, welche M erschöpfen und zu diesem in der Relation R stehen. — Man hat meistens

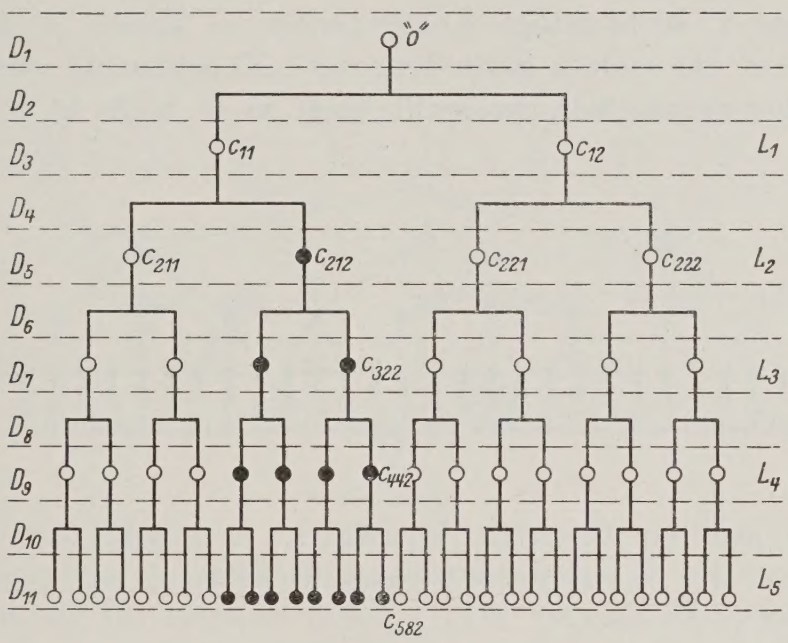

Abb. 2.
Schema der Teilungshierarchie. L_1, L_2 ... repräsentieren die „Niveaus“; die ausgefüllten Kreise entsprechen einem „Zellkonus“.

auf biologischem Gebiete die einzelnen Glieder nur im Hinblick auf ihre Analysierbarkeit in Gemeinschaften (letzthin von Molekülen und Atomen) betrachtet; es ist aber klar, daß ein Teil eines Organismus seine inneren Eigenschaften sowohl den Teilen verdankt, in die er analysierbar ist, als auch den Relationen, in denen er zu übergeordneten Teilen und endlich zum Gesamtorganismus steht. Irgendein Teil ist verschieden, je nachdem er in der organisierenden Relation steht oder nicht; denn seine Eigenschaften sind wenigstens zum Teil „relationale“ Eigenschaften.

Die drei wichtigsten Arten der hierarchischen Ordnung im obigen Sinn sind die folgenden: erstens die Teilungshierarchie, begründet auf der Zellteilung. In ihr bedeutet die Relation R (d): „ein unmittelbarer Zellnachkomme zu sein von“. W ist hier repräsentiert durch die ins Auge gefaßte Mutterzelle (o); alle Tochter-, Enkel-, Urenkel- u.s.f. -zellen bedeuten das erste, zweite, dritte u.s.f. Niveau der Hierarchie. Die einzelnen

Zellen können hierbei individuelle Organismen sein (Protozoen) oder in einer bestimmten Relation bleiben, so daß sie nun Teile eines organischen Ganzen bilden (Metazoen).

Auf diese Weise entsteht die „räumliche Hierarchie" des vielzelligen Organismus. Sie bedeutet die Gesamtheit von Zellen einer Teilungshierarchie zu einem bestimmten Augenblick. W ist hier gegeben durch den ganzen lebenden Organismus, M sind seine „Komponenten", R (s) bedeutet die „organischen Relationen", in welchen ein Komponent zu einem Komponenten höherer Niveaus steht.

Unter den sog. „Teilen" des Organismus sind zweierlei zu unterscheiden: ein „Komponent" ist eine „Gemeinschaft" von Teilen, zu denen er in der Beziehung R (s) steht. So sind Nukleus, Zellen, das Zentralnervensystem „Komponenten", und wir können unterscheiden: 1. Zellkomponenten, 2. nicht-zellige Komponenten = Zellen, 3. zellige Komponenten. Auf der andern Seite bedeutet „Konstituent" einen Teil, der außerhalb der räumlichen Hierarchie liegt, d. h. nicht in weitere Kom-

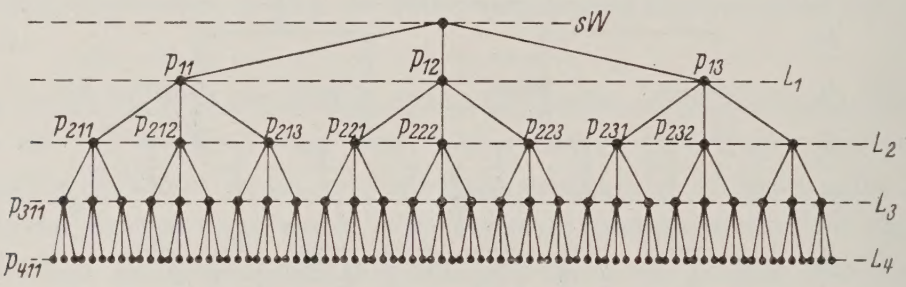

Abb. 3.
Schema der räumlichen Hierarchie. P_{11}, P_{211} ... entsprechen den Komponenten erster, zweiter ... Ordnung.

ponenten analysierbar ist, so z. B. die Grundsubstanz des Knorpels oder Knochens, Bindegewebsfibrillen, Blutplasma, Dotter und Sekretgranula. Auf „Konstituenten" kann der Begriff der „Substanz" in Anwendung gebracht werden, der auf deren Organisation keine Rücksicht nimmt. Solche Teile sind immer „tot".

Hier müssen wir freilich Einspruch erheben. Das, was außerhalb der Teilungshierarchie steht, muß nicht — wie Woodger anzunehmen scheint — auch außerhalb der räumlichen Hierarchie liegen. Gewiß liegt z. B. die Grundsubstanz außerhalb der Beziehung R (d), d. h. sie ist nicht ein Glied der Teilungshierarchie der Zellen; aber es kann erstens füglich bezweifelt werden, ob sie nicht analysierbar ist in weitere hierarchisch geordnete Komponenten (etwa Fibrillensysteme verschiedener Ordnung, Fibrillen u.s.f.). Zweitens scheint es keineswegs, daß die Grundsubstanz u.s.f. außerhalb der Relation R (s), der „organisierenden Beziehungen" stehe. Zum Aufbau des höheren Niveaus des Gewebes gehört neben den Zellen auch die Grundsubstanz als notwendiger Bestandteil hinzu. Woodgers Definition der Konstituenten würde nur zutreffen etwa für Exkrete, die sich zwar noch „innerhalb" des Körpers befinden, aber in dem System des Organismus keine Rolle mehr spielen u. ähnl. Ja nicht nur das: sogar anorganische Bestandteile, wie Ionen, Wasser, Hormone gehören — auch wenn sie nicht niederste Komponenten einer Zelle sind, sondern sich etwa in den Körperflüssigkeiten befinden — doch notwendig zum „System Organismus", d. h.

— in Woodgers Sprache — sie nehmen teil an der Relation R (s). Woodger nimmt entschieden zu wenig Rücksicht auf das, „was im Organismus nicht Zelle ist", aber doch notwendig zu seinem System dazugehört. Es ist damit nicht geleugnet, daß die Zellhierarchie — oder, wie man gewöhnlich zu sagen pflegt, der „Aufbau aus Zellen" — grundlegend für das Organische ist, wohl aber ist das Organische nicht einfach als eine Hierarchie von Zellteilen, Zellen und zelligen Komponenten zu betrachten, sondern das Verhältnis ist bedeutend komplizierter.

Endlich haben wir hier drittens die „genetische Hierarchie"; eine aus der Vereinigung der Gameten hervorgehende Zygote bedeutet das höchste Niveau, die F_1, F_2...-Generationen die nächsten. Die Relation R (g) bedeutet „ein unmittelbarer Nachkomme zu sein". Die genetische Hierarchie ist freilich nur der Ausschnitt eines weiteren Systems, das nicht den Charakter einer Hierarchie, sondern eines Netzwerkes hat,

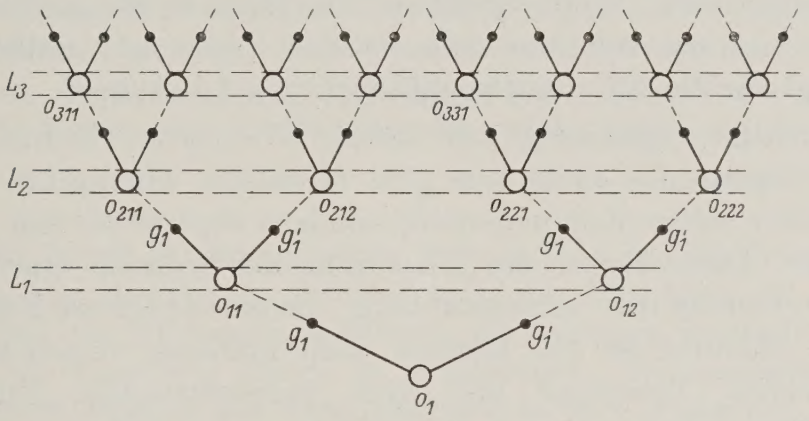

Abb. 4.

Schema der genetischen Hierarchie in bezug auf eine Zygote O_1. Die Relation R (g) ist das relative Produkt der konversen Relation R $(d)^p$ zwischen einer gegebenen Zygote und einer Gamete g_1, die zu ihrer Zellnachkommenschaft gehört, und der konversen Relation R (f) (Verschmelzung) zwischen g_1 und der Zygote, in die sie eintritt; erstere Relation angedeutet durch die gestrichelten, letztere durch die ausgezogenen Linien. Obwohl die Gameten nicht zur genetischen Hierarchie gehören, sind sie darum im Schema als Zwischenglieder eingetragen.

da ja jede beliebige Zygote in der Relation R (g) nicht nur zu einer andern Zygote (dem „Vater"), sondern — bei geschlechtlicher Fortpflanzung — auch zur „Mutter" steht.

Endlich seien noch wichtige Paare von Differenzen erwähnt, nämlich die Differenz zwischen einer menschlichen Zygote und einer Affenzygote, sowie die Differenz zwischen einer menschlichen Zygote und dem erwachsenen Menschen. Die erstere heißt „genetische" (D_g), die letztere „Entwicklungsdifferenz" (D_d). In welcher Weise Woodger von dem umrissenen Ordnungssystem zur Klärung des Verhältnisses von Embryologie und Genetik Gebrauch macht, werden wir an den entsprechenden Stellen erwähnen.

Woodger hat mit beachtenswerter Klarheit ein für die Biologie wichtiges Ordnungssystem entwickelt. Einwenden möchten wir, daß es

nach unseren heutigen Vorstellungen zu sehr auf zellulärem Standpunkt steht. Die Organisation des Lebendigen ist doch wohl noch komplizierter, als es in WOODGERS Schemen zum Ausdruck kommt. Zunächst ist der Organismus eine „Teilungshierarchie" nicht nur im Hinblick auf die Zellen, sondern auch auf überzelluläre Teilkörper. Diese Formwerte zwischen Zelle und Gesamtorganismus, die HEIDENHAIN so ausgezeichnet in den Vordergrund rückte, werden von WOODGER etwas summarisch unter den Begriff der „zelligen Komponenten" zusammengefaßt. Freilich wird in dieser Hinsicht eine Erweiterung der Theorie unschwer zu erreichen sein. Wichtiger sind die Einwendungen gegen die Definition der räumlichen Hierarchie. Wir haben angemerkt, daß WOODGER gegen die Grundsubstanz einigermaßen ungerecht ist und daß zum System des Organismus keineswegs nur die in hierarchischer Ordnung angeordneten Zellen und zelligen Komponenten, sondern ebensowohl unzellige Gebilde (Grundsubstanz), wie auch anorganische „Stoffe" gehören. Der (höhere) Metazoenorganismus ist mehr als eine nur zelluläre, hierarchische Ordnung; freilich ist diese das grundlegende Gerüst der Organisation des Lebendigen.

Eine wichtige Ergänzung wird ferner WOODGERS Theorie erfordern: es gibt im Organismus nicht nur eine räumliche Hierarchie der Teile (Zellteile, Zellen, zellige Komponenten), sondern ebensowohl eine Hierarchie der Prozesse. Dieser Begriff der „Hierarchie der Prozesse" dürfte geeignet sein, das alte Prinzip der „Arbeitsteilung" als eine schärfere Formulierung zu ersetzen. Erstens ist das letztere wohl unlösbar verquickt mit der anthropomorphen Teleologie und dem darwinistischen Utilitarismus, zweitens ist die „Arbeitsteilung" doch wohl nur definierbar als eine solche zwischen Zellen, zelligen Organen u.s.f. Die „Hierarchie der Prozesse" aber ist viel freizügiger, viel weniger an die morphologische Struktur gebunden. Diese Hierarchie der Prozesse kann übereinstimmen mit der Hierarchie der Teile, indem ein bestimmter Prozeß einen bestimmten zelligen Komponenten umfaßt; sie muß es aber keineswegs. Wenn wir etwa die Komponenten des Organismus m_1, m_2... haben, so mag in bezug auf eine organische Relation (z. B. die Zugehörigkeit zu einem bestimmten Komponenten) m_1 — z. B. die Interstitialzellen der Geschlechtsorgane — und m_2 — das generative Gewebe — zusammen einen höheren Komponenten — Geschlechtsorgan — bedeuten; in einer anderen Relation aber mag m_1 mit m_3 — etwa den Anlagen der sekundären Geschlechtsmerkmale — zusammengehören, und mit diesem ein funktionelles Reaktionssystem, einen funktionellen „Komponenten" bedeuten. Zu einer vollständigen Theorie der organischen Ordnung müßten selbstverständlich alle diese Gesichtspunkte berücksichtigt werden.

Diese „Hierarchie der Prozesse", diese „dynamische Hierarchie" findet ihren besten Ausdruck in der embryonalen Segregation, dem Zerfall des zunächst einheitlichen Entwicklungssystems des Keimes in „Wirkungskreise" (zuerst für Organkomplexe, dann Organe, Organteile u.s.f.), wodurch die einzelnen Keimteile, wie man zu sagen pflegt, „determiniert" werden. Das Ding W entspricht hier dem ursprünglich einheitlichen Keim, die Niveaus den Segregaten erster (z. B. Ektoderm-Entodermdetermination),

zweiter (z. B. innerhalb des Ektoderms Medullardetermination), dritter (innerhalb der Medullarplatte Augendetermination) u.s.f. Ordnung. In WOODGERS Terminologie gesprochen, bedeutet das das Auftreten der organischen Relationen, welche die ursprüngliche Teilungshierarchie in die räumliche Hierarchie der zelligen Komponenten umformen, welch letztere natürlich keineswegs mit den durch die Teilungshierarchie gelieferten Gruppen (etwa: Zellkonussen) übereinstimmen. Diese Relationen sind aber durchaus nicht etwa an bestimmte Vereinigungen von Zellen gebunden; sie können sich — sowohl normalerweise (Mosaikeier), wie auch experimentell (bei „Differenzierung ohne Furchung", *Chaetopterus*, LILLIE) — ebensowohl in einer einzigen Zelle (Ei), wie auch in einem vielzelligen System — bei den Regulationseiern — herausbilden; sie sind nicht Relationen, die aus den Beziehungen einer bestimmten Vereinigung von Zellen in einem Komponenten resultieren, sondern umgekehrt das dynamische Prius, durch welches eine Gruppe von Zellen zu einem Komponenten wird. Das zeigen z. B. die Regulationsversuche, wo Entnahme, Verlagerung, Hinzufügung von Zellen (sogar von artfremden) das Auftreten jener Relationen, die Segregation, nicht stört.

* * *

Daß der Begriff der hierarchischen Ordnung auch für die Pathologie von Bedeutung ist, zeigt das Problem der Geschwülste. Wir dürfen die malignen Geschwülste wohl als Zellgruppen betrachten, die sozusagen innerhalb des Gesamtorganismus ein Eigenleben führen, zu selbständigen „Teilorganisationen" werden (eventuell durch O-Mangel und Gärungsstoffwechsel nach WARBURG). Selbstredend ist das nur ein Aspekt des Geschwulstproblems. Sollte sich die Behauptung mancher Autoren (SOKOLOFF, 1926, EINAUDI, 1926) bewahrheiten, daß die Kernplasmarelation in Tumorzellen gestört ist (zugunsten des Kernes verschoben, ebenso wie bei embryonalen Zellen), so würde das ein direkterAusdruck für die Störung der HEIDENHAINschen „Syntonie" in denselben sein.

11. Der Begriff des Individuums[1])

Der Begriff „Individuum" in der Biologie ist in der denkbar verschwommensten und vieldeutigsten Weise angewendet worden, wodurch eine Unmenge von überflüssigen Mißverständnissen und Scheinproblemen entstanden ist.

Die Schwierigkeiten fangen bereits an, wenn wir uns die Frage vorlegen, welche lebenden Einzelwesen wir als „Individuen" bezeichnen sollen. Daß ein Fisch, ein Hund oder ein Mensch ein „Individuum" ist, leuchtet ein; wir meinen damit ungefähr, daß er ein räumlich, zeitlich und dynamisch von anderen unterschiedenes, lebendes Einzelding bedeute, das sich als solches erhält. Aber es ist schon höchst bedenklich für diesen Begriff, wenn ein Einzeller sich durch bloße Zweiteilung vermehrt. „Individuum" heißt doch „Unteilbares"; wie sollen wir diese Wesen als „Individuen"

[1]) Über die logischen und philosophischen Probleme des „Begriffs des Individuums" vgl. HAERING, 1926.

bezeichnen, da sie doch in Wahrheit richtige „Dividuen" sind, und in der Teilung gerade ihr Vermehrungsgeschäft besteht? Das gleiche gilt gegenüber der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung und Knospung bei Wirbellosen. Vollends unanwendbar wird der Begriff des „Individuums" angesichts der experimentellen Ergebnisse. Es hilft nichts, wenn wir mit VERWORN im „virtuellen" Individuum „potentielle Individuen" darinstecken lassen; besteht die Planarie etwa aus zwei, vier, zehn oder 466 „potentiellen" Individuen, da bis zu letzterer Größengrenze jedes Teilstück, das beliebig und willkürlich entnommen wurde, noch ein vollständiges Tier liefern kann? Wie verschwommen der Begriff des „Individuums" ist, zeigen vielleicht am hübschesten die Experimente von GOETSCH (1925). GOETSCH spaltete z. B. Planarien vom Schwanz bis zu den Augen; es regenerierte ein Doppeltier. Die Bewegungen der zwei leicht verbundenen Planarien hinderten einander, weil ein Tier immer das andere als Ballast mitschleppen mußte. Es sind alle Übergänge von einem „Doppelindividuum" zu einem „einheitlich" reagierenden Tier vorhanden; die Verwachsung, die ein einziges Tier wieder herzustellen bemüht ist, und die Regeneration zu zwei Individuen liegen miteinander in Streit. STEINMANN (1927) hat diese „Reindividualisation", die auf eine Wiederherstellung des „Individuums" aus einer Mehrfachbildung hinzielt, eingehend studiert, die auf den beiden Wegen des Zerfalls des Doppeltieres in zwei (Reindividualisationsteilung) oder der Verwachsung zu einem (Reindividualisationsverschmelzung) erfolgen kann. Ebenso interessant sind die Experimente von GOETSCH (1925) mit zweiköpfigen Hydren. Die Köpfe machen sich in der possierlichsten Weise Konkurrenz; wenn z. B. nur ein Beutetier ergriffen wurde, so kann der Kampf so stark werden, daß kein Kopf richtig zum Fressen kommt; es ist dabei vollständig gleichgültig, auf welcher Seite die Beute aufgenommen wird; auf jeden Fall rutscht sie in den gemeinsamen Magenraum, wo sie verdaut wird und allen Teilen zugute kommt. Biologisch ist natürlich der Vorgang durchaus verständlich: jeder Teil muß das leisten, wozu er bestimmt ist, und unter normalen Verhältnissen ist es nützlich, seinem Nachbarn die Beute wegzuschnappen. Ebenso raufen sich auch die an der Hydra sprossenden Knospen um das Baumaterial, und ebenso die auf ihnen auftretenden Knospen zweiter Ordnung.

Offenbar kann kein spitzfindiger Scholastiker entscheiden, ob hier „ein" oder „zwei" Individuen vorliegen. Wohl aber gibt die Natur eine einfache Lösung des Konflikts — und zwar wieder durch „Reindividualisation", die GOETSCH hier sogar experimentell zu regeln vermochte: fütterte er seine Hydren gut, so wurden zwei selbständige Tiere daraus, ließ er sie hungern, so trat Verschmelzung ein. Die „Individualität" ist also eine einfache Funktion der gebotenen Nahrung.

Ebenso problematisch ist aber der Individualitätsbegriff bei höheren und höchsten Metazoen. Denken wir an die Teilungs- und Verschmelzungsversuche von Blastomeren und Gastrulen, wobei vollständige „Individuen" resultieren; an die Zusammensetzung eines „Individuums" aus Gastrulahälften, die sogar nicht der gleichen Art anzugehören brauchen: SPEMANNS

voll entwickelter Molch, dessen eine Hälfte Streifen-, die andere Streifen- × Kammolch war; an die alten Experimente von Born und Harrison, in denen junge Kaulquappen durch einen Querschnitt in zwei Hälften gespalten, ein Kopf vom Waldfrosch mit einem Schwanz vom Sumpffrosch zusammengestückelt und ein erwachsener Frosch erzielt wurde.

Schließlich ist vom naturwissenschaftlichen Standpunkt die „Individualität" sogar des Menschen eine prekäre Sache. Die eineiigen Zwillinge sind das Resultat eines von der Natur angestellten Driesch-Versuches. Es ist naturwissenschaftlich nicht leicht zu sagen, ob von solchen jedes, oder nur beide zusammen ein „Individuum" heißen sollen. Die Übereinstimmung von eineiigen Zwillingen geht so weit, daß nach den bekannten Untersuchungen Langes die Art der Verbrechen, die Reaktionsweise auf die Umwelt bei erbgleichen Zwillingen unglaublich gleichartig ist.

Wir könnten eine andere in der Biologie häufig angewendete Bedeutung des Begriffes „Individuum" etwa so definieren: ein Individuum ist ein zu selbständigem Leben befähigtes „Einzelwesen". Aber auch diese Definition ist mißverständlich und kann uns leicht zu einem verfehlten Atomismus und zur Verkennung der organischen Ganzheit führen. Was besagt die Behauptung, verpflanzte Metazoenzellen oder ganze Metazoenorganismen seien „zu selbständigem Leben befähigt"? Sie besagt, daß diese Einheiten, losgelöst von den Lebenseinheiten höherer Ordnung, in die sie sonst eingebettet sind — der Metazoenorganismus im ersten, die Biozönose im zweiten Fall — und gebracht in ein Surrogat der letzteren — das Medium und den Brutschrank des Zellforschers, resp. den Stall des Tierzüchters — sich am Leben zu erhalten vermögen. Sie „können" also selbständig leben, und in diesem Sinn mögen sie „Individuen" heißen. Im Metazoenorganismus sind die Zellen jedoch k e i n e „selbständig lebenden Individuen"; ja nicht einmal der ganze Metazoenorganismus ist ein solches, weil er zu seinem Bestande die Biozönose und letzten Endes das Gesamtleben auf der Erde voraussetzt. Wenn wir also Zellen oder ganze Organismen als „Individuen" bezeichnen, so führt das sehr leicht dazu, die Bedeutung der übergeordneten Einheiten zu übersehen oder zu leugnen — wir kommen auf diesem Wege zu verfehlten Auffassungen, wie jener des Metazoenorganismus als einer „Kolonie von Zellindividuen". Auch dieser Begriff der „Individualität" ist also abzulehnen.

Weiter könnte man versuchen, mit Issajew (1926) Pflanzen, Schwämme, Hydroiden, einige Würmer, frühe Entwicklungsstadien der Regulationstiere u.s.f. als „Dividuen" zu bezeichnen, für die der Besitz totipotenter Zellen charakteristisch ist, und die sich durch ihre potentielle Unsterblichkeit auszeichnen; im Gegensatz dazu ist mit dem Aufhören der organischen Teilbarkeit die „Individualität" gesetzt, so daß also das sterbliche und regulationsunfähige Soma im Gegensatz zu den „unsterblichen" Zellen der Keimbahn und den totipotenten Zellen der „Dividuen" das eigentliche „Individuum" darstellt (einen ähnlichen Gedanken äußert auch Goetsch, 1925). Aber auch dieser Ausweg scheint kaum empfehlenswert, da auch das Soma immer noch in gewissem Grade ein „Dividuum" darstellt. Von den totipotenten I-Zellen der Hydra und den Keimbahn-

zellen, die noch ein ganzes Tier produzieren können, zu den Mesenchymzellen des Molches, die noch Bein und Schwanz zu bilden vermögen, und endlich bis zu den Zellen des erwachsenen Warmblüters, die nur zum Wundverschluß befähigt sind und im Explantat bloß unorganisiert wachsen, besteht ein durchaus kontinuierlicher Übergang.

Weiter steckt in dem Begriff „Individuum" noch der des Einzigartigen, des von anderen Verschiedenen. Es ist aber klar, daß — von speziellen Fällen (z. B. dem biochemischen Individualdifferential) abgesehen — diese Bedeutung für die Naturwissenschaft nicht in Betracht kommt, die sich nicht mit individuellen Unterschieden zu beschäftigen hat, sondern mit den Gesetzen des gleichmäßigen Verhaltens von Klassen.

Nur in einem Sinn können wir von „Individualität" sprechen: daß nämlich ontogenetisch und phylogenetisch eine zunehmende Vereinheitlichung erfolgt. Wir haben etwa zuerst freilebende Zellen wie die Amöben, dann Zellverbände wie Eudorina und Volvox, in denen die Reaktionen der Einzelorganismen koordiniert sind; dann kommt es zur Sonderung von Zellformen und damit verbundener Arbeitsteilung (angefangen etwa bei Hydra), wodurch eine immer gesteigerte Leistungsfähigkeit erreicht wird; zunächst haben die einzelnen Zellen (z. B. bei Hydra) noch große Freizügigkeit und können „selbständig" herumwandern und phagozytieren. Der zunehmenden Komplikation geht eine zunehmende Vereinheitlichung parallel, die durch das Kommunikationssystem der Körpersäfte und speziell durch Hormone und Nervensystem erreicht wird. Als weitere Stufe der „Individualisierung" mögen wir noch Tierstöcke wie die Siphonophoren und die Tierstaaten ansehen. Diesen Sinn wird es wohl haben, wenn man die Zellen als „Individuen" erster, die Gewebe zweiter, die Organe dritter, die Personen vierter, die Tierstöcke und -staaten fünfter Ordnung bezeichnet. „Individuum" bezeichnet also Vereinheitlichung von Komponenten durch organische Relationen zu höheren Wirkungseinheiten, wobei beim Aufstieg in der onto- und phylogenetischen Stufenreihe diese Relationen immer fester, die Einzelteile also immer differenzierter und weniger selbständig werden. In diesem Sinn ist „Individualität" offenbar ein Synonym für jenen Sachverhalt, den wir als „hierarchische Ordnung" zu klären bestrebt waren. Aber freilich scheint uns die erstere Bezeichnungsweise keineswegs empfehlenswert. Der Begriff der hierarchischen Ordnung, in der wir von „Teilen oder Komponenten", von „Relationen" und von „Systemen" sprechen, ist klar und unmißverständlich; wenden wir hingegen den Begriff des „Individuums" an, so schwingen in diesem Worte stets auch alle anderen, von uns abgelehnten Bedeutungen mit und es besteht beinahe ein psychologischer Zwang, nur die „Teile" als „real" zu betrachten und die „Relationen" zu vergessen, und so war der Individualitätsbegriff abermals der Wegbereiter für die verfehlte Auffassung des Organismus als einer „Kolonie von Zellindividuen".

„Individualität" in dem letztbesprochenen Sinn ist nicht eine Bezeichnung für konkrete Dinge, sondern ein Begriff für eine Grenze, der sich die Metazoenentwicklung nähert, ohne sie zu erreichen, indem die Einzelwesen immer mehr vereinheitlicht und immer „unteilbarer" werden.

Sie ist darum eng verknüpft mit der fortschreitenden Zentralisierung (zumal durch Nerven- und Kreislaufsystem), und damit mit einem Prinzip, das wir in unserer bisherigen Darstellung der hierarchischen Ordnung noch nicht erwähnten. Dies Prinzip ist dasjenige der Rangordnung und Subordination der Teile. Innerhalb einer hierarchischen Ordnung sind nämlich bei höherer Ausbildung derselben die einzelnen Komponenten nicht gleichwertig, sondern es gibt Unterschiede in der Lebenswichtigkeit derselben: das Auge ist gegenüber der Tränendrüse, der Hoden gegenüber der Prostata „wesentlicher" und „lebenswichtiger". In der Zelle erscheint der Zellkern, im höheren Vielzeller das Zentralnervensystem als das „zentrale" Organ, d. h. als jenes, woran die Vereinheitlichung des Systems in besonderem Maße gebunden ist. Besonders A. Müller[1]) hat diesen Gesichtspunkt herausgearbeitet. Wir haben damit (wie schon Kielmeyer und Schelling erkannten), je höher wir die Reihe der Metazoen hinaufsteigen, eine um so größere polare Spannung zwischen der zentralisierenden und integrierenden Tendenz des Zentralnervensystems und der desintegrierenden Tendenz, die sich in den Keimdrüsen und der Vermehrung ausspricht. „Individualität" in diesem Sinn bedeutet also Zentralisation, im Gegensatz zur Vermehrung; vollständige Individualität würde Fortpflanzung unmöglich machen, die ja den Aufbau eines neuen Organismus aus einem Bruchstück des alten voraussetzt. Müller hat ausgeführt, daß sich (bei den Vertebraten) die Rangordnung der Organe in der fortschreitenden morphologischen Gliederung in der Richtung dorsal-ventral und, noch prononzierter, oral-aboral ausspricht; in den (phylo- und ontogenetischen) Phänomenen der Telencephalisation (I. Steiners Regel der Wanderung der jeweils höchsten Zentren an den cranialen Pol) und des Descensus der Keimdrüsen findet die polare Spannung zwischen dem an das eine Achsenende aufrückenden, zentralisierenden Großhirn und den an das ventral-aborale Ende absteigenden Keimdrüsen ihren morphologischen Ausdruck. Endlich hat Müller gezeigt, daß die Lokalisationsgewohnheiten der Spätsyphilis (Tabes und Paralyse) morphologisch sich als eine Quasi-Dekapitierung, d. h. als eine Zerstörung der jeweils ranghöchsten Organe aussprechen.

Wir können also zusammenfassen, daß der Begriff des „Individuums", in der laxen, beiläufigen und gefühlsmäßigen Weise aufgefaßt, wie es tatsächlich in der Biologie immer geschehen ist, lediglich zu Mißverständnissen und Scheinproblemen führt. Das, was mit ihm zum Ausdruck gebracht werden soll, findet in dem Schema der hierarchischen Ordnung einen weit besseren und unmißverständlichen Ausdruck. Da die Sprache — nach Talleyrand — wohl dem Diplomaten gegeben ist, um die Gedanken zu verbergen, eine derartige Maxime aber für den Naturforscher doch kaum empfehlenswert erscheint, so wird man gut tun, bei theoretischen Fragen der Biologie diesen vieldeutigen und lediglich Mißverständnisse gebärenden Begriff vollständig fallen zu lassen. Nur bei ganz rohen und untheoretischen

[1]) A. Müller, Das Individualitäts- oder Ganzheitsproblem in der Biologie (die Arbeit wurde mir durch die Freundlichkeit des Autors im Ms. zugänglich).

Aussagen (etwa: in dieser *Drosophila*-Zucht haben so und soviele „Individuen" karminrote Augen) kann dieser Begriff als Synonym von „Einzelorganismus" gefahrlos angewendet werden.

Die angeführten Schwierigkeiten weisen uns darauf hin, daß der in der Biologie kritiklos angewendete Begriff des „Individuums" einen ganz anderen Ursprung hat, als die objektiv-naturwissenschaftliche Sphäre. Nur wenn wir in uns selbst hineinschauen und uns in unserm Innenleben als ein von anderen verschiedenes Einzelwesen erleben — dann haben wir jenen Begriff des Individuums, den eine Betrachtung der lebenden Naturdinge uns nicht zu enthüllen vermag. Der Begriff des Individuums ist ein psychologischer. Es ist damit zugleich gesagt, daß er dem naturwissenschaftlichen Biologen nichts hilft, vielmehr unlösbare, psychologische und metaphysische Probleme involviert, wie die Frage nach dem Seelenleben der niedersten Organismen, nach den „Zell- und Organseelen", die Frage, wie aus einer Vielheit von solchen sich die Bewußtseinseinheit des Individuums ergibt, wie bei Teilung des Organismus — sei es geschlechtliche Fortpflanzung, sei es natürliche oder durch den Experimentator bewirkte vegetative Vermehrung — aus „einer" Seele „zwei" werden u.s.f.

12. Höhere Organisationen

Es drängt sich die Frage auf, ob die Stufenreihe, die von der Zelle zum Gewebe, Organ, vielzelligen Einzelorganismus führt, tatsächlich bei diesem abreißt. Wir finden nun tatsächlich Lebenseinheiten, die sich über die Stufe dessen erheben, was sonst einen vielzelligen Einzelorganismus darstellt: die Tierstöcke der Siphonophoren, in denen ein Organismus „höherer Ordnung" mit ausgezeichneter Arbeitsteilung aus Einzelquallen zusammengesetzt ist. Das ist freilich ein im Tierreich sehr vereinzelt dastehender Fall; weitere Ausblicke gewinnen wir jedoch, wenn wir die Möglichkeiten in Betracht ziehen, daß es Organisationen „höherer Ordnung" auch ohne „Verwachsung", „räumliche Verbundenheit" geben könne.

Das letztere Kriterium ist ja in der Tat sehr vage, relativ und durchaus von unserer menschlichen Perspektive abhängig. Wir nennen die Biene einen „Einzelorganismus", weil sie jener Größenordnung von Dingen angehört, die uns „mit freiem Auge" als distinkte Einzelwesen erscheinen. Ebenso mag uns der Bienenschwarm auf einem entfernten Baume als ein „Einzelding" erscheinen, und wir bemerken erst bei näherem Zutreten, daß er aus einer großen Zahl von „Einzeldingen" zusammengesetzt ist. Aber auch die miteinander „verwachsenen" Zellen des höheren Organismus sind durch — wenn auch minimale — Entfernungen voneinander getrennt; und die Entodermzellen einer Hydra krabbeln, indem sie Nahrungsstoffe phagozytieren, fast ebenso „selbständig" herum, wie die Bienen im Schwarm (vgl. Goetsch, 1925, S. 246). Die Biene erscheint zwar für den groben Sinnenschein, nicht aber für eine tiefere Betrachtung scharf distinkt von dem, „was nicht Biene ist"; fortwährend treten Materien und Energien aus ihrer „Umwelt" in sie ein und aus ihr aus. In physikalischer Betrachtung ist nichts — oder alles zusammenhängend. Stellen wir uns auf den Boden

der korpuskulären Auffassung, so ist die Biene ein Schwarm durcheinanderwirbelnder Atome — genau so, wie der Bienenschwarm ein Schwarm durcheinanderwirbelnder Einzeltiere ist. Daß die räumliche Entfernung der Einzeldinge sich in dem einen Fall in der Größenordnung von $\mu\mu$, im letzteren von mm bewegt, bedeutet keinen essentiellen Unterschied. Stellen wir uns aber auf den „Wellenstandpunkt", so hängt letzten Endes alles in der Welt zusammen, die Materiewellen in dem Ding „Atom" ebensogut wie jene in dem Ding „Bienenschwarm". Räumlicher Zusammenhang — ein Begriff, der durchaus von der Perspektive unserer menschlichen Sinnesorgane abhängig ist — kann also nicht in die Definition des Begriffes „organisiertes System" hineingenommen werden; sondern dieses ist dahin zu definieren, daß in ihm „Komponenten" durch „Relationen" zu einer „Ganzheit" vereinigt sind, wobei hierarchische Ordnung und Erhaltung im stationären Zustand (resp. deren Herstellung, Wiederherstellung, Neuerzeugung) als wesentliche Bestimmungen der letzteren erscheinen.

Soviel zur Berechtigung der Fragestellung! Derartige Erwägungen haben — wohl meist in einer halb bewußten Form — schon längst dazu geführt, daß man vor allem die Insektenstaaten als „Individuen höherer Ordnung" betrachtete. Die Einzeltiere der verschiedenen Kasten, Arbeiter, Soldaten, Geschlechtstiere, sind ebenso „Organe" derselben, wie die Freß-, Schwimm-, Geschlechtspersonen des Siphonophorenstockes. Isoliert geht die einzelne Ameise oder Biene nicht weniger zugrunde wie eine isolierte Metazoenzelle. Die Tätigkeit der spezialisierten Einzeltiere ist koordiniert, geordnet zur Erhaltung des Ganzen — nicht weniger als die Tätigkeit der Einzelzellen und -organe im Metazoenorganismus. Das Ganze bestimmt — etwa beim Hochzeitsflug, bei der Drohnenschlacht, bei der Heranzucht junger Königinnen, beim Schwärmen — die Leistungen der Einzelbienen — eine bewundernswerte „Zweckmäßigkeit", die offenbar weit über die „Einsicht" der Einzelindividuen hinausgeht. Das Ganze erhält sich und „regeneriert", wenn etwa beim Tode der Königin neue Königinnen aufgepäppelt werden. Man wird also kaum bezweifeln können, daß alle Kriterien der „Gestalt" für den Insektenstaat zutreffen. In poetischer Weise hat schon lange Maeterlinck vom „esprit de la ruche" gesprochen, vom „Geiste des Bienenstocks". Aber auch nüchterne Forscher, wie etwa Alverdes (1925) scheuen sich nicht, von einer „Kollektivseele" zu sprechen, die nicht einfach eine Summe der Leistungen der Teile ist. Wir glauben nun nicht, daß der Begriff „Seele" in der Naturwissenschaft angewendet werden darf; es würde jedoch zweifellos eine ebenso reizvolle wie neue Ergebnisse erzeugende Arbeit sein, auf die Insektenstaaten die Gestaltbetrachtung anzuwenden.

Der Insektenstaat ist selbstverständlich nichts anderes als das imposante Schlußglied einer langen Reihe tiersoziologischer Gruppenbildungen (vgl. Alverdes), die von den „unorganisierten" offenen Gruppen bis zu jenen höchstorganisierten führt, und wobei wir — ebenso wie beim Zusammentritt von Zellen zum Zellverband und zum höheren Organismus — eine immer höhere Koordiniertheit der Reaktionen vorfinden. Es sei bloß

ein gewaltiges Problem herausgegriffen, für welches vielleicht die neue Betrachtungsweise nutzbar zu machen wäre: das große Rätsel des Vogelzuges. Nach F. Braun sind die Fragen: warum ziehen die Vögel? Was macht sie imstande, die Zugstraßen so genau zu verfolgen?, heute nicht genau zu beantworten. Es muß in Betracht gezogen werden, daß alle Handlungen der einzelnen Vögel beim Zuge unter der Bewußtseinsschwelle liegen, und so meint Braun, daß der Vogelzug nur vom Standpunkt einer „Geobiologie" beurteilt werden könne, einer noch nicht bestehenden Wissenschaft im Sinne der Fechnerschen Naturphilosophie, welche die ganze Erde als eine Lebenseinheit betrachtet. Von der Tiersoziologie ergibt sich der Übergang zur menschlichen. Schon längst spricht diese von der „Massenseele" der revoltierenden Volksmenge auf der Straße, aber auch des klatschenden Theaterpublikums (vgl. Simmel, 1917). Biologisch können wir freilich nur im Sinne eines „Sozial-Behaviorismus" reden: die Phänomene rein objektiv beschreiben und ihre Gesetze aufstellen.

Ebenso, wie sich durch den Verein von Einzelwesen der gleichen Art höhere Lebenseinheiten, wie die Insektenstaaten und die sonstigen Sozietäten einstellen, so ist dasselbe auch zwischen Einzelwesen verschiedener Arten der Fall. Wir kommen damit zum Problem der Symbiose. Das Symbioseprinzip stellt, wie Buchner (1928, 1930) betont, heute nicht mehr ein biologisches Kuriosum dar, sondern ein allgemeines Prinzip von großer Verbreitung. Die älteren Beispiele, der Einsiedlerkrebs und die Anemone, die Blüten und Insekten, die Flechtensymbiose, mochten sozusagen noch als hübsche Spielereien der launenhaften Künstlerin „Natur" erscheinen. Seitdem aber — durch den Nachweis, daß das Leuchten der Tiere auf der Symbiose mit Leuchtbakterien beruht — die intrazelluläre Symbiose in den Blickkreis der Forschung getreten ist, eröffnete sich in den letzten zehn oder fünfzehn Jahren ein ungeheures Gebiet von größter biologischer Bedeutung. Charakteristisch ist dabei, daß die extrazelluläre Symbiose wie auch die extraorganische (z. B. Pilzzucht der Ameisen) an Innigkeit den intrazellulären nicht nachsteht; das zeigt uns, daß der „räumliche Zusammenhang" bei den höheren Organisationen etwas durchaus Schwankendes ist. Algensymbiose kommt vor bei Protozoen, Schwämmen, Coelenteraten, niederen Würmern und vielleicht Schnecken; Wasserleben in geringer Tiefe, welche den Pflanzen das genügende Licht garantiert, gibt die maßgebende Grenze für diese Art der Symbiose an. Im Gegensatz dazu ordnet sich der größte Teil der Pilz- und Bakteriensymbiosen nach ernährungsphysiologischen Gesichtspunkten. Ein ungeheuer mannigfaltiger Komplex deckt sich vor allem mit der Gewohnheit, Pflanzensäfte zu saugen; so sind sämtliche Homopteren Symbionten, also alle Schildläuse, Blattläuse, Aleurodiden und Zikaden, ebenso von den Heteropteren (Baum-, Blatt-, Raubwanzen) jene, die von Pflanzensäften leben. Eine zweite Kategorie bilden alle sich ausschließlich von Wirbeltierblut nährenden Tiere: Bettwanze, Läuse, Zecken und Milben, Tsetsefliege, Culiciden, sowie an Reptilien, Vögeln und Säugetieren saugende Egel züchten ihre Symbionten in komplizierten Organen und vererben sie auf ihre Nachkommen.

Ebenso sind Symbionten die sich einseitig von Hornsubstanz nährenden Insekten und holzfressende Insekten wie Ambrosia züchtende Ameisen, Termiten, Borkenkäfer, Holzwespen, Gallmilben u.s.f. In dieselbe physiologische Gruppe gehören die Zellulosebakterien der Herbivoren, Nagetiere und Vögel. Leuchtsymbiose ist nachgewiesen für Cephalopoden, *Pyrosoma*, Salpen, die Fische *Anomalops* und *Photoblepharon*.

Die umfassende Bedeutung des Symbioseprinzips mußte zu dem Versuche führen, bereits in jeder Zelle einen symbiontischen Organismus zu sehen. Alt ist die Idee, die Leuko- und Chloroplasten der Pflanzen als Umwandlungen symbiontischer Algen aufzufassen. Neuerdings ist besonders von Portier und Wallin der Gedanke geäußert worden, daß die Mitochondrien an das intrazelluläre Leben angepaßte Bakterien seien. Portier glaubte, Mitochondrien außerhalb des Wirtes züchten zu können, doch wurde die Haltlosigkeit dieser Behauptung nachgewiesen. Alle spezifischen Bakterieneigentümlichkeiten, wie Sporenentwicklung, Binnenstruktur, zeitweilig extrazelluläres Leben, wie es bei allen unzweideutig symbiontischen Bakterien vorkommt, fehlen den Mitochondrien; andererseits erleiden diese tiefgreifende Umwandlungen in Sekrete, Pigmente, Fibrillen u.s.f., die mit der Bakteriennatur nicht verträglich sind, und so hat Buchner (1928, 1930) mit Nachdruck gegenüber diesen Auffassungen „die Grenzen des Symbioseprinzips" betont.

Daß auch aus der Vergesellschaftung von Einzelwesen verschiedener Art ein höheres „Ganzes", eine „Gestalt" mit „neuen" Eigenschaften gegenüber den Komponenten entsteht, das zeigen z. B. die Flechten mit ihrer den Algen und Pilzen fremden Soredienbildung, das zeigen ebenso die Fälle, wo die Symbionten zu förmlichen Organen des Wirtstieres geworden sind (bei den Leuchtsymbiosen, wo komplizierte Organe entstehen, in denen die Leuchtbakterien gesammelt werden). Das uns entgegentretende Einzelwesen ist hier also zusammengesetzt aus verschiedenen Organismen.

Von der Symbiose, dem Zusammenleben verschiedenartiger Organismen zu gegenseitigem Nutzen, zum Parasitismus, dem Leben eines Organismus auf Kosten eines anderen, auf den der erstere spezifisch „angepaßt" ist, ist ein durchaus fließender Übergang. „Symbiose und Parasitismus sind keine prinzipiellen Gegensätze, wie manchmal behauptet, sondern die Symbiose stellt gewissermaßen einen Grenzfall dar, ein labiles Gleichgewicht zwischen dem entgegengesetzten Bestreben der beiden Partner, das jederzeit bei Änderung des Kräfteverhältnisses oder der äußeren Faktoren wieder gestört werden" und in Kampf, in Parasitismus und Unterliegen des schwächeren Partners umschlagen kann (Steche, 1929).

Wir mögen dem hinzufügen, daß auch im vielzelligen Organismus das „Gleichgewicht" nicht weniger leicht in Konkurrenz ausarten kann, wie bei den symbiontischen Organisationen aus artfremden Organismen. Bereits Roux hat den „Kampf der Teile" als allgemeines Prinzip im Organismus proklamiert; man mag etwa — als anschauliches Beispiel — an den Kampf der Hydraknospen um das Baumaterial denken, oder an die rücksichtslose Einschmelzung von Zellen bei Regeneration und Meta-

morphose. Es ist für die Protoplasten der pflanzlichen Tracheen nicht weniger fatal, „im Dienste des Ganzen" vernichtet zu werden, wie etwa für die Mykorrhiza-Pilzhyphen, die bei zu reichlicher Produktion aufgelöst werden — oder für die Pflanzenzellen, wenn sie „im Dienst" des Gallinsekts nur produziert werden, um dem Schädling als Futter zu dienen. Das kann uns zu einem weiteren Problem führen.

Wenn die Symbiose nicht einen Gegensatz zum Parasitismus, sondern eher einen ausgezeichneten Zustand in jenem bezeichnet, dann ist nicht unmöglich, daß auch Parasit und Wirt mindest gelegentlich eine Einheit höherer Stufe darstellen, wie es Symbionten — man denke etwa wieder an die Flechten — unleugbar tun. Es kommt uns vor, als ob von hier aus sich ein Weg zu einem Verständnis des — freilich noch hinsichtlich des Tatsächlichen recht der Klärung bedürftigen — Problems der „Fremddienlichkeit der Pflanzengallen" darbieten könnte. Wie bei der Galle das Gallinsekt die Pflanze ausnützt, so werden bei der Algen- oder Pilzsymbiose gelegentlich die Algen oder Pilze resorbiert — das Verhältnis schlägt also zuungunsten des einen Partners um. So undurchsichtig das Gallenproblem auch von der kausal-morphologischen und phylogenetischen Seite im einzelnen ist, logisch brauchen wir nicht den sonderbaren Begriff der altruistischen „Sympathie" der Pflanze für das schädliche Insekt, in welcher sie dem letzteren Wohnung und Nahrung bereitet, sondern können etwa das Wesen dieser Bildungen dahin definieren, daß sie eine auf einer hohen Stufe der Vereinheitlichung stehende Organisation mit besonderen Gestaltseigenschaften sind, bei welcher der eine Partner — die Pflanze — zum Heloten des anderen herabgesunken ist.

Von den „Organisationen", die sich aus der Vergesellschaftung von Organismen gleicher Art und aus dem symbiontischen Verhältnis zweier oder mehrerer Arten ergeben, steigen wir auf zu noch höheren Einheiten. Auf die Biozönose wird heute wohl schon allgemein die System- und Gestaltbetrachtung angewendet. Ohne dieses ungeheuer reichhaltige und in seiner Zerstreutheit dem Einzelnen kaum übersehbare Material irgendwie vollständig charakterisieren zu wollen, begnügen wir uns mit der Anführung einiger uns besonders charakteristisch erscheinender Gesichtspunkte.

An den Anfang stellen wir die Definition von Reswoy: „Eine Biozönose stellt ein sich in einem beweglichen Gleichgewicht erhaltendes Bevölkerungssystem dar, das sich bei gegebenen ökologischen Verhältnissen einstellt". Als jene Gebiete, in denen diese Auffassung der Biozönose wohl am schlagendsten ihre Berechtigung erweist, dürfen wir die angewandte Entomologie und die Hydrobiologie bezeichnen, und Vertreter dieser beiden Gebiete wollen wir darum vor allem zum Wort kommen lassen.

Friederichs (1927) weist darauf hin, daß das stationäre Gleichgewicht sich meistens nur auf größere Räume und Zeiten anwenden läßt. (Übrigens ein schöner Hinweis auf die Bedeutung des „Gesetzes der großen Zahlen" und der Statistik in der Ökologie). Man darf darum nicht überall in der Natur kleine „Lebensgemeinschaften" erblicken. Nicht einmal ein ganzer Kiefernwald, aber ohne Unterholz, ist eine harmonische Lebensgemeinschaft, wie die Raupenplagen beweisen. Nur

ein ganzer Biotop, z. B. das Bevölkerungssystem eines ganzen Waldes, eines Teiches, eines Moores ist eine „Lebenseinheit", wie es die Organismen sind. Man sollte die Lebensgemeinschaften nicht als „Organismen höherer Ordnung" bezeichnen: vielmehr schlägt FRIEDERICHS den Terminus „Organisation" vor mit dem Sinn einer „biologischen Einheit, die sich durch Selbstregulation beständig erhält". Aber auch das gesamte, irdische Leben ist eine „Organisation"; denkt man nur eine Bakteriengruppe, etwa die stickstoffsammelnden, fort, so müßte die gesamte belebte Schöpfung untergehen. Eine Folge der Einheit der Natur ist es, daß die zahlreichen ökologischen Faktoren auch alle zusammen als „Einheitsfaktor" der „Landschaft" wirken, indem die Einzelfaktoren untereinander in Wechselwirkung stehen. Der Einheitsfaktor bedeutet die durch Wechselwirkung der lokalen Faktoren aufeinander vereinheitlichte Kombination (vielleicht besser: „Gestalt") derselben. Das Bestreben der ökologischen Einzelfaktoren ist darauf gerichtet, im Einheitsfaktor in das Verhältnis des Gleichgewichts zu kommen. FRIEDERICHS zitiert die Befürchtung WOLTERECKS, daß manche Biologen mit solchen Gedanken nichts anfangen können: es gibt, sagt WOLTERECK, auch in der Naturwissenschaft musikalische und unmusikalische Menschen, die wohl die Töne hören, aber keine Symphonie, und die letzteren sind besonders in der Biologie die Mehrzahl. Jede Veränderung eines Einzelfaktors bedingt eine solche des Einheitsfaktors; aus der gegenseitigen Einwirkung, die zwischen dem Einheitsfaktor und jeder Art von Lebewesen als Einzelfaktor besteht, muß man schließen, daß die phylogenetische Entwicklung zweckgerichtet in bezug auf das Ganze, d. h. gemeinschaftsdienlich ist.

Speziell die angewandte Ökologie ist geeignet, uns das „biologische Gleichgewicht" drastisch vor Augen zu führen. Wir zitieren ESCHERICH (1927):

„Wir hatten auch früher Schädlingskatastrophen in unseren Wäldern, aber die heutigen Ausmaße kannten wir in Deutschland nicht. Auch waren ehedem meistens größere Zeitintervalle zwischen den einzelnen Katastrophen, während sich heute beinahe lückenlos eine Katastrophe an die andere reiht."

Als Ursache dieser Schädlingsprogression betrachtet ESCHERICH die immer stärkere Intensivierung der Bodenproduktion, die vor allem auch zu immer ausgedehnteren Monokulturen führt. Die natürliche Biozönose befindet sich in einem „Gleichgewichtszustand", aufrechterhalten durch die ständige Vernichtung durch Parasiten. In reinen, lediglich aus eine Baumart bestehenden Wäldern ist entsprechend der art- und individuenarmen Biozönose auch das Heer der Nützlinge weit geringer als im Mischwald mit üppiger Begleitflora. Die Biozönose ist labil und es bedarf nur eines geringen Anstoßes, um große Störungen herbeizuführen. Die Erfolge der biologischen Schädlingsbekämpfung durch Einführung und Begünstigung der natürlichen Parasiten zeigen ad oculos das biologische Gleichgewicht der Biozönose. Vor 30 Jahren vermehrte sich z. B. die aus Australien eingeschleppte Wollaus in kurzer Zeit so, daß alle *Citrus*-Kulturen in Kalifornien dem Untergang geweiht schienen. Der deutsche Entomolog KÖBERLE sammelte nun in der Heimat der Laus eine große Anzahl eines kleinen Marienkäfers, der ausschließlich von der Laus lebt, brachte sie nach Kalifornien, wo sie weitergezüchtet und ausgesetzt wurden, und nach wenigen Jahren waren die Plantagen von den Schädlingen befreit. Natürlich liegt die Sache praktisch meist nicht so einfach, wie in diesem Prachtbeispiel; die Schädlinge werden nicht von einem, sondern von vielen Parasiten

kontrolliert; es sind Parasiten zweiten Grades zu berücksichtigen; manche Autoren (Bodenheimer, 1928) schreiben den klimatischen Einflüssen die ausschlaggebende Rolle bei den Insektenkalamitäten zu; das vermag aber weder die tatsächlichen Erfolge der biologischen Schädlingsbekämpfung durch planmäßige Einbürgerung ihrer Parasiten (sei es spezifischer Parasiten, wie im erwähnten Fall, sei es polyphager Parasiten: Trichogrammierung) zu schmälern, noch die Bedeutung des „biologischen Gleichgewichts" zu verdunkeln.

Während wir also die Lebensgemeinschaften vom Boden des Gestaltsprinzips deuten, gibt es auch Versuche, umgekehrt durch den Vergleich mit der Biozönose den Einzelorganismus als ein Produkt des Wirkens einzelner Faktoren zu erweisen. So meint Gradmann (1930), daß — ebenso wie eine Gruppe von Bäumen, die nebeneinander gewachsen sind, sich in ihrem Wachstum so beeinflußt, daß sie eine einheitliche Bildung, eine harmonische Einheit bilden, ohne daß dazu ein „Waldgeist" notwendig wäre — auch durch das bloße Wechselspiel der Faktoren sich die harmonische Einheit des Organismus bilde. Das hindert aber keineswegs, daß die harmonischen Lebenseinheiten — sowohl des Organismus wie der Biozönose — eben nicht „Summen" der Wirkungsweisen der Einzelfaktoren darstellen, sondern vielmehr „Gestalten", in welche diese Einzelfaktoren in bestimmter Ordnung eingehen, und deren besondere Gesetzlichkeit festzustellen eben die Aufgabe der Biologie ist. Kein Mensch wird etwa in einem chemischen Reaktionssystem einen „Reaktionsgeist" annehmen, der es so einrichtet, daß bei beliebigem Hinzufügen oder Hinwegnehmen eines Komponenten immer das „typische" Konzentrationsverhältnis hergestellt wird. Das hindert aber keineswegs, daß die Kenntnis der Einzelreaktionen (etwa der Gleichung Alkohol + Essigsäure = Ester + Wasser) uns über den Zustand des chemischen Systems gar nichts verrät, der vielmehr erst durch die Gleichgewichtsformel definiert ist. Die meisten Biologen sehen nur zwei Möglichkeiten: entweder die Annahme eines Einheitsfaktors im Sinn der Entelechie, oder die Annahme, daß durch die Erkenntnis der Einzelfaktoren bereits das Lebensgeschehen erklärt sei. Es wird aber das ausschlaggebende Moment übersehen, daß es nicht genügt, die Einzelfaktoren zu kennen, daß vielmehr das grundlegende Problem die Systemgesetze sind, welche deren Zusammenwirken beherrschen und so die „Gestalt" Organismus bestimmen.

Während die bis jetzt besprochenen Versuche, die Biozönose als einen Gleichgewichtszustand zu definieren, mehr beiläufigen und zahlenmäßig nicht kontrollierbaren Charakter tragen, ist es das Verdienst von Woltereck (1928), die Ganzheits- oder Systembetrachtung in mathematischer Form auf die Biozönose angewendet zu haben. Die einzelnen Organismen und Populationen eines Sees sind nach ihm Glieder eines „ökologischen Systems" von vier übergeordneten Systemeinheiten: 1. Individuen, 2. Populationen, 3. N/Z-System, 4. Gesamtsystem (Biozönose). Unter N/Z-System versteht Woltereck die Populationsgruppen, die durch Nahrung und Zehrung voneinander abhängig sind und deshalb ein Ganzes bilden. Die pelagische Lebewelt unserer Seen stellt zusammen mit der des Ufergrundes ein „System stationären Geschehens" dar, das freilich zu verwickelt ist, um analysiert zu werden. Das Pelagial aber enthält einfachere Gleichgewichtssysteme, die zahlenmäßig erfaßbar sind, nämlich die N/Z-Systeme. Woltereck vergleicht diese direkt mit den Köhlerschen stationären Zuständen, z. B. in einem vom elektrischen Strom durchflossenen Leiter, die dadurch ausgezeichnet sind, daß sie als Ganzes andere Eigenschaften und

Gesetzmäßigkeiten aufweisen, als die bloße Summation ihrer Teileigenschaften ergibt. Die ökologischen Gestaltsysteme reihen sich den physikalischen, physiologischen und ontogenetischen Ganzheitssystemen als eine vierte Gruppe an. Eine fünfte Gruppe bilden nach Woltereck die morphologischen Gestalten, als welche wir die in Raum und Zeit spezifisch geordneten Rassen- und Artmerkmale zu betrachten haben.

Die Normalzahl der Daphnien pro cbm sei bezeichnet mit N, ihre tägliche Produktion mit P_N, die Zahl der Zehrer mit Z, ihre Freßkapazität mit K_Z; dann gilt die Relation:

$$N + (N \cdot P_N) - (Z \cdot K_Z) = N.$$

Wenn sich also die Verminderung von N um die Zehrung und dessen Vermehrung durch den Zuwachs aufheben soll, so muß

$$N \cdot P_N = Z \cdot K_Z$$

sein. Die vier Größen: Normalzahl der Daphnien, Anzahl der Jungfische, Vermehrungsfuß Daphnien und Zehrungskapazität Jungfische müssen also in der Relation

$$N : Z = K_Z : P_N$$

stehen. D. h. die Daphnienzahl verhält sich zur Fischzahl, wie der tägliche Daphnienkonsum eines Fisches zur täglichen Vermehrung einer Daphnie. Es stellt sich nun in der Tat heraus, daß sämtliche Werte sich im Verlauf des Sommers ändern, daß aber durch proportionale Änderungen aller Werte das Gleichgewicht erhalten bleibt. Die Zahl der Jungfische (die ja auch ihrerseits der Zehrung unterliegen) nimmt stark ab; ihre Freßkapazität allmählich zu; der Vermehrungsfuß der Daphnien (Eizahl) nimmt im Sommer ab, die Zahl der Daphnien schwankt jahreszeitlich — dennoch bleibt das Gleichgewicht zwischen Zuwachs und Zehrung Jahr für Jahr erhalten. Es folgt also: 1. jede Veränderung, die ein Glied des N/Z-Systems Zwergalgen—Daphnien—Jungfische betrifft, wirkt auch auf die übrigen Glieder ein; 2. jede solche Teiländerung wird aber durch andere Teiländerungen innerhalb des Systems ausgeglichen, so daß keine nachhaltige Störung des Gleichgewichts eintritt; 3. das Resultat des gesamten Geschehens in diesem System ist nicht Erhaltung oder Begünstigung der beteiligten Individuen oder Populationen, sondern lediglich Erhaltung des ökologischen Gleichgewichts der Volkszahl derart, daß der Bestand aller Systemglieder Jahr für Jahr in derjenigen Höhe gewahrt bleibt, auf die das Gleichgewichtssystem einmal „eingespielt" ist. Mit Recht weist Woltereck darauf hin, daß für alle diese Beziehungen das bisher angewendete Schlagwort „Zweckmäßigkeit" und „nützliche Anpassung der Art" keineswegs genügt. „Zweckmäßig" für die Erhaltung der Daphnien wäre es, wenn sie die Schwarmzeit der Jungfische als Dauereier überstehen würden. Statt dessen produzieren sie im Sommer ungeheure Mengen von Jungen, lediglich ad usum delphini. Nicht einseitiger Nutzen, sondern Erhaltung des Gleichgewichts eines gestalteten Systems ist das Endresultat aller dieser Lebensvorgänge!

Wir haben schon oben den Gedanken angemerkt, daß letzten Endes alles Leben auf der Erde eine große „Lebenseinheit", eine „Organisation" bedeute. Die Tiere sind auf die Pflanzen angewiesen, bis hinab auf so spezielle Momente, wie etwa die nur von den Pflanzen zuzubereitenden Vitamine; denken wir irgendeine Organismengruppe aus der großen Harmonie herausgelöst, so würde das Gesamtleben zusammenbrechen oder mindestens in eine andere Gleichgewichtslage übergehen müssen. Die Gesamtheit alles Lebens bedeutet eine ungeheure Symbiose; letzten Endes ist auch die „Selbständigkeit" eines makroskopischen Organismus oder

einer ganzen Biozönose nicht weniger relativ als die selbständige Lebensfähigkeit einer Metazoenzelle.

Auf diese Weise dürfen uns die Betrachtungen über die überpersonalen Lebenseinheiten eine wichtige Ergänzung der Ergebnisse bedeuten, die über die Einzelorganismen gewonnen wurden. So sehr wir, sowohl hinsichtlich tatsächlicher Gesetzeserkenntnis, wie auch hinsichtlich begrifflicher Klärung am Anfang stehen, das eine glauben wir sagen zu dürfen: morphologisch (Stufenbau des Organischen), physiologisch (dynamisches Gleichgewicht — Hierarchie der Funktionen), ökologisch, auf der ganzen ungeheuren Stufenreihe von den kleinsten Lebenseinheiten bis zu den Lebensgemeinschaften und zum Gesamtleben der Erde finden wir als Grundgesetze die der hierarchischen Ordnung und der Erhaltung des dynamischen Gleichgewichts. So gewiß also auf dem Gebiete einer Theorie des Lebens so gut wie alles noch zu tun ist, eine so deutliche Ahnung bekommen wir davon, daß diese Prinzipien — die wir heute erst oberflächlich formulieren und nur lückenhaft anwenden können — wahrscheinlich auf dem Gebiete des Organischen eine ähnlich grundlegende Bedeutung besitzen, wie die physikalischen Grundgesetze für die unbelebte Natur. Das mag uns ein Ansporn und eine Versicherung sein, daß, so vorläufig und unabgeschlossen die heute möglichen Formulierungen und ihre Anwendung auch sind, wir uns doch auf dem richtigen Wege befinden, der bei weiterem Verfolgen zu dem Ziele eines Systems der theoretischen Biologie führen wird.

Wir können von den überpersonalen Lebenseinheiten nicht scheiden, ohne in Kürze auf die philosophischen Lehren hinzuweisen, die zum Teil als Vorläufer der oben wiedergegebenen Versuche, diese Probleme naturwissenschaftlich zu formulieren, zu betrachten sind, teilweise aber zu logischen, psychologischen und metaphysischen Problemen hinführen, die natürlich den Rahmen der Biologie überschreiten. Fechner war der erste, der in seiner paradoxen Lehre von den „Sternseelen" die Idee überindividueller, lebendiger und seelischer Einheiten ausgesprochen hat. Ed. v. Hartmann meinte, man müsse einen engeren und einen weiteren Begriff des Individuums unterscheiden; der erstere verlangt räumliche Kontinuität, der letztere kann derselben entbehren. So kommt Hartmann zu dem Schlusse: „Es gibt organische Oberkräfte der Zellorgane, der Zellen, der zusammengehörigen Zellgruppen, der Folgestücke und Gegenstücke, der Personen, der Stöcke, der Tierstaaten, der Arten, Familien, Ordnungen, Naturreiche, der Himmelskörper und des Universums" (1907, S. 217). Diese „organischen Oberkräfte", welche den energetischen Ablauf richten und lenken, sind als ein unbewußt Psychisches aufzufassen, eine überbewußte, d. h. der jedes Bewußtseins überlegene Intelligenz, die absolut unbewußt ist. Als Indizien dafür betrachtet er in erster Linie das „Hellseherische" des Instinkts, weiter die nicht durch Nützlichkeit zu erklärende Zielgerichtetheit der phylogenetischen Entwicklung.

Bergson schloß dann aus den Analogiebildungen bei stammesgeschichtlich nicht verwandten Formen — z. B. des *Pecten*- und Wirbeltierauges —, die mit den üblichen Entwicklungstheorien nicht erklärt werden können, auf ein gemeinsames Lebensprinzip, das alle diese Bildungen hervorbringt und den großen Entwicklungszug des Lebens bedingt: den élan vital. Er unterstützte diese Erwägungen durch die

Betrachtung des Instinkts. Verschiedene Arten von Hautflüglern legen ihre Eier auf Spinnen, Käfer und Raupen ab, die sie durch Stiche lähmen und die so den Larven als frische Nahrung dienen; dabei richten sich die verschiedenen Arten bei dem Stich in die Nervenzentren des Opfers genau nach dessen Organisation, um es zu lähmen, ohne es zu töten. Woher diese eindringende, anatomische Kenntnis des Opfers? Nur eine Annahme, meint Bergson — macht dies „Hellsehen" des Instinkts verständlich, die einer geheimnisvollen Sympathie, welche zwischen Schlupfwespe und Opfer besteht.

Auf einem andern Wege suchte Becher (1917) die Existenz eines überindividuellen Seelischen zu beweisen: durch die „Fremddienlichkeit" der Pflanzengallen. In wundervoller Weise sind die Gallenbildungen den Bedürfnissen des sie bewohnenden Insekts angepaßt; genau als ob die Pflanze wüßte, was ihrem Feinde zuträglich ist. Durch die üblichen, lamarckistischen und darwinistischen Auffassungen kann die Entstehung der Gallbildungen nicht erklärt werden; es könne nur eine „Sympathie" im Sinn Bergsons sein, welche das Wissen der Pflanze um die Bedürfnisse des Insekts vermittelt, ein überindividuelles Seelisches, das in seinen Verzweigungen in die Einzelorganismen hineinragt. Endlich Driesch (1921) hat geradezu das Problem der „überpersönlichen Ganzheit" als das Hauptproblem der Philosophie des Organischen bezeichnet.

Es ist für den Naturforscher natürlich nicht schwer, diese Schlußfolgerungen der Philosophen, als auf höchst unsicheren, phylogenetischen Spekulationen aufgebaut, abzuweisen. Vor allem weiß er nichts von einer „Seele", welche im Einzelorganismus, in der Pflanze, in der Zelle oder in den „überindividuellen" Einheiten das Geschehen „lenkt"; seine Aufgabe ist lediglich, für objektive Erscheinungen objektive Gesetze anzugeben. Für den Psychologen freilich bleibt die Frage berechtigt, wie weit „Seele" in der organischen Natur ausgebreitet ist, inwiefern wir von einer „Massenseele" sprechen dürfen; und der Metaphysiker mag in mythischer Schau fragen, ob der Ausdruck „Seele der Landschaft", die dem Biologen als eine „Organisation" erscheint, nicht vielleicht mehr ist als eine dichterische Metapher; er mag endlich in dem Kampf und dem Zusammenwirken, das die Glieder jeder Organisation, sei diese nun ein Einzelorganismus oder eine Lebensgemeinschaft, zeigen, ein Gleichnis des tiefsten metaphysischen Problems erblicken, wie die Welt das ist, was der „dunkle" Heraklit eine in sich gegensätzliche Einheit, der Cusaner eine coincidentia oppositorum nannte, in der die Glieder in ständigem Kampfe stehen, der zugleich das große Ganze in seiner göttlichen Harmonie erhält. So wird er schließlich von jenen biologischen Problemen den Weg zu den Urproblemen der Theodizee und des Weltübels finden, das aus der Individualisierung des Weltwillens in einander bekämpfende Teile entspringt, ein Kampf, der für das Einzelne Vernichtung, für das Ganze aber zunehmende Verwirklichung, Vergeistigung und Entfaltung bedeutet. Und endlich mag er, indem er den blutigen Kampf in der Natur sub specie aeternitatis betrachtet, aus ihm die Kraft zu einer Ethik der Bejahung gewinnen, welche die furchtbaren Gegensätze in der Harmonie der allumfassenden Einheit sich auflösen sieht. „Denn alles Drängen, alles Ringen ist ew'ge Ruh' vor Gott dem Herrn".

Fünftes Kapitel

Entwicklung

1. Einleitung

Das große Rätsel der Keimentwicklung ist seit langem ein Zentralpunkt der biologischen Theoretik und ein Prüfstein der verschiedenen Grundauffassungen über das Leben. An mehreren anderen Stellen haben wir einen möglichst vollständigen Überblick der modernen Theorien der Ontogenese zu geben versucht[1]); da wir uns nicht wiederholen wollen, so erlauben wir uns, in der Schilderung der Theorien auf Details zu verzichten; der interessierte Leser wird gebeten, auf die genannten Arbeiten zurückzugreifen. Wenn wir uns hier in der Hauptsache auf die Entwicklung der Metazoen beschränken, so geschieht das darum, weil deren Analyse wohl unstreitig am weitesten fortgeschritten ist und die tiefsten Einblicke in das Entwicklungsgeschehen ermöglicht (zur Entwicklungsphysiologie der Pflanzen vgl. man besonders: KLEBS, 1903; GOEBEL; PFEIFFER, 1925; ANDRÉ, 1927).

Bevor wir zu den Tatsachen und Theorien der Entwicklung übergehen, ist es notwendig, einige wichtige und oft gebrauchte Begriffe zu erläutern. Wenn wir zunächst versuchen, den allgemeinen Begriff der Metazoenentwicklung zu definieren, so erscheint als die einfachste Formel diejenige WOODGERS: sie ist „ein stufenweiser Anstieg in dem Niveau der Organisation". Das befruchtete Ei besitzt eine Organisation auf dem Niveau der Zelle; durch die Furchung, Gastrulation u.s.f. geht der Keim zu einem Niveau der Organisation über demjenigen der Zelle über. In diesem Sinn ist die Entwicklung sicher „epigenetisch", da wir in den späteren Stufen zelluläre Teile haben, die am Anfangspunkt — der Eizelle — nicht gegeben waren.

Diese Bestimmung muß weiter ergänzt werden, daß die Entwicklung aus im Keim liegenden Ursachen erfolgt. ROUX hat seinerzeit in diesem Sinn die im Keim selbst liegenden, die Entwicklung qualitativ bestimmenden „Determinationsfaktoren" von den unspezifischen „Realisationsfaktoren" unterschieden, die — wie Wärme, Licht, Nahrung u.s.f. — zum Beginn, zur Erhaltung und Dauer der Entwicklung von außen zugeführt werden müssen. Allerdings ist diese Unterscheidung nicht scharf durchführbar.

---

[1]) L. v. BERTALANFFY, Kritische Theorie der Formbildung. SCHAXELS Abh. z. th. B. **27**, 1928. — Tatsachen und Theorien der Formbildung als Weg zum Lebensproblem. Erkenntnis **1**, 1931. — Modern Theories of Development. (Translated by J. H. WOODGER. Oxford University Press; im Druck.)

Innere Faktoren können „Realisationsbedingungen" sein, wie z. B. die Menge der „organbildenden Stoffe"; äußere Faktoren können die Entwicklung qualitativ bestimmen. Das typische Beispiel für das letztere ist die Exogastrulation der Lithiumlarven nach HERBST. Wir müssen uns darum mit einer etwas bescheideneren Formulierung begnügen, die wir abermals im Anschluß an WOODGER ausdrücken: Entwicklung ist ein dem Keim immanenter Prozeß; das heißt nicht, daß die Umgebung vernachlässigt werden kann, sondern nur, daß, da der Prozeß in einer zeitlich gleichartigen Umgebung erfolgen kann, die Veränderungen in ihm nicht als Resultat von Änderungen in der Umgebung erklärt werden können. Wenn aber äußere Faktoren die Entwicklung qualitativ beeinflussen, so wird das eben deshalb durch eine Beeinflussung der im Keim gelegenen Bedingungen geschehen müssen. Zur Erkenntnis der Ursachen und Gesetze der Entwicklung brauchen also die „äußeren" Faktoren nur insoweit in Betracht gezogen zu werden, als sie uns auf dem Wege des Experiments die Einsicht in das Walten der „inneren" Bedingungen ermöglichen oder erleichtern.

Schließlich ist noch eine dritte Bestimmung des Entwicklungsgeschehens nicht aus dem Auge zu verlieren — nämlich das historische Moment. Mag auch HAECKELS biogenetisches Grundgesetz eine recht unglückliche Formulierung sein, so steckt doch im Keim die Phylogenese darin, und er muß darum eine Entwicklung durchlaufen, welche mehr oder weniger der ersteren analog ist.

Das grundlegende Ergebnis der Entwicklungsphysiologie ist, daß die Teile eines Keimes im allgemeinen nicht nur zu jenen Leistungen befähigt sind, die sie im „normalen" Entwicklungsverlauf vollbringen, sondern auch zu andersartigen, darüber hinausgehenden Leistungen. Die Gesamtheit aller „möglichen" Entwicklungsleistungen, die ein Keimteil unter verschiedenen Bedingungen auszuführen vermag, werden als Potenzen desselben bezeichnet.

Da also Keimteile im allgemeinen mehrere oder viele „Potenzen" besitzen, so muß im Entwicklungsverlauf entschieden werden, welche derselben realisiert werden. Die Festlegung der Entwicklungsleistung eines Keimteiles heißt Determination.

Der Begriff der „Potenz" muß jedoch mit Vorsicht verwendet werden, da er leicht geeignet ist, zu Scheinproblemen zu führen und die wirkliche Sachlage zu verwischen. „Potenz" bedeutet gar nichts anderes als die „Fähigkeit", die irgendein Keimteil hat, unter diesen oder jenen Bedingungen bestimmte Reaktionen auszuführen. Durch den Begriff „Potenzen" jedoch wird man fast mit psychologischer Notwendigkeit getrieben, in ihnen mehr zu sehen, nämlich geheimnisvolle „Kräfte", die irgend etwas hervorzubringen vermögen, die aristotelischen „Möglichkeiten" der künftigen Entwicklung, die in einer seltsamen Form im Keim präformiert sind und von denen die einen oder die anderen „zur Entfaltung kommen". Der Begriff „Potenz" kann daher nur gebraucht werden, wenn wir uns stets bewußt bleiben, daß er einen rein deskriptiven und keineswegs erklärenden Charakter trägt.

Man hat oft die Frage gestellt, ob die Determination eine „Vernichtung" aller Potenzen bis auf eine einzige bedeute, oder vielmehr die „Aktivierung" einer bestimmten Potenz, wobei die anderen „latent" gelassen werden; und Weiss (1930, S. 56) antwortet, daß Organisation (Segregation, s. u.) Potenzzuteilung sein mag, Differenzierung aber Potenzbeschränkung ist. In diesen Fragen wird deutlich, daß man die „Potenzen" als dem Keim inhärente „Kräfte" auffaßt, die losgelassen, gesperrt oder zugeteilt werden können. In Wirklichkeit aber ist im einen wie im andern Fall das, was geschieht, ein Reaktionserfolg zwischen den im betreffenden System gegebenen Bedingungen und einem bestimmten, herantretenden Ursachenkomplex; es werden weder dem Keimteil neue „Potenzen" zugeteilt, noch von den in seinem Besitz befindlichen bestimmte zur Verwirklichung „auserlesen" und andere „vernichtet", sondern es gibt gar keine „Potenzen" oder „Möglichkeiten" als etwas „Reales", sondern nur bei gegebenen Systembedingungen und gegebenen Ursachenkomplexen tatsächlich eintretende Reaktionserfolge. Die Frage aber, ob bei vollzogener „Determination" die Potenzen „vernichtet" oder nur „gesperrt" werden, reduziert sich einfach darauf, ob durch die eingetretene Reaktion eine irreversible Veränderung gesetzt ist, so daß bei späterem Einsetzen eines andersartigen Faktorenkomplexes noch eine entsprechende Reaktion möglich ist oder nicht mehr.

Als weiteres grundlegendes Resultat der modernen Forschung ist die Erkenntnis zu bezeichnen, daß „Entwicklung" nicht ein schlechthin einheitlicher Prozeß ist, sondern ein Gefüge von freilich eng korrelierten und voneinander abhängigen, in günstigen Fällen aber im Experiment trennbaren und daher als selbständig zu erweisenden Komponentalprozessen. Es ist das Verdienst von Weiss (1930), diese Komponentalprozesse scharf unterschieden zu haben. Sie sind: 1. taktische Bewegungen, Gestaltung; 2. innere Gliederung (Segregation); 3. histologische Differenzierung, der Übergang der Zellen von dem ursprünglichen Zustand gleichförmigen Aussehens in die verschiedenen Zustände der morphologischen und histologischen Differenzierung, deren Unabhängigkeit von der Anlagensonderung schon daraus hervorgeht, daß gewisse histologische Differenzierungen, wie Drüsen-, Sinnes-, Muskel-, Bindegewebs-, Knorpel-, Pigmentzellen in einer Menge verschiedener Organe wiederkehren; 4. Wachstum. Dieser dem heutigen Stande unseres Wissens am besten angemessenen Disposition wollen wir uns im folgenden anschließen.

2. Entwicklungserregung

Ehe wir uns der eigentlichen Entwicklung zuwenden, haben wir in aller Kürze die Ergebnisse und Vorstellungen zu referieren, welche hinsichtlich der Frage nach der Einleitung des ganzen Prozesses, nach der — normalerweise durch die Befruchtung erfolgenden — Erregung der Entwicklung gewonnen wurden. Das Durchschauen der Entwicklungserregung ist erschwert dadurch, daß erstens unter diesem Ausdruck sehr verschiedenartige und weitgehend unabhängige Prozesse, in der Hauptsache: Abhebung der Befruchtungsmembran, Entstehung der Astrosphären, Einsetzen von kontinuierlichen Zellteilungen, begriffen sind. Zweitens haben die Faktoren, welche die Entwicklungserregung herbeiführen, zunächst einen sehr heterogenen Charakter. Als solcher fungiert in erster Linie

natürlich der normale Eintritt des Spermatozoons in das Ei; zweitens die mannigfaltigen Mittel, welche künstliche Parthenogenese herbeiführen, und die zunächst sehr verschiedenartig scheinen und in verschiedener Weise auf jene Teilprozesse Einfluß nehmen: zytolytische Agentien, Salzgemische (sowohl hyper- wie iso- und hypotonische), mechanische Alterationen, wie Anstich des Amphibieneies, wobei es aber nicht nur auf das Anstechen, sondern auch auf dabei in das Ei eingeführte Blut- oder Lymphzellen ankommt u.s.f. Es ist darum begreiflich, daß sich recht verschiedenartige, zum Teil gegensätzliche Theorien der Entwicklungserregung herausgebildet haben, als welche wir die Quellungs-, die Koagulations- und die Lysintheorie anführen. Indem wir auf das neueste Referat von Spek (1930) hinweisen, wollen wir uns sehr kurz fassen.

Von diesen Auffassungen darf heute wohl die Quellungs- resp. Entmischungstheorie, wie sie besonders von Spek vertreten wird, als die am meisten gesicherte gelten. Für sie spricht vor allem, daß die Dispersitätsverminderung und erhöhte Hydratisierung der Plasmakolloide nach erfolgter Befruchtung direkt ultramikroskopisch (Seeigel, Runnström, 1928, a) nachgewiesen ist. Weiter zeigt sich die parthenogenetische Wirksamkeit von Salzlösungen nach der Quellungsreihe abgestuft (R. S. Lillie). Auch die in verschiedener Weise konstatierte Permeabilitätserhöhung bei der Befruchtung (vgl. S. 221) spricht in derselben Richtung.

Jedoch enthält auch die Koagulationstheorie berechtigte Momente, die sich aber mit der Vorstellung der „Entmischung" gut vereinigen lassen. Sie wurde besonders von Heilbrunn auf Grund seiner Zentrifugierungsversuche vertreten, welche bei der Befruchtung eine enorme Erniedrigung der Zentrifugierbarkeit der Einschlüsse ergeben haben, was als eine Erhöhung der „Viskosität" gedeutet wurde. Es ist aber zu beachten, daß ja die Zentrifugierung nur eine Pauschalverminderung der Beweglichkeit der Teilchen verrät. Wir wissen vielmehr, daß — wie schon oben ausgeführt — gewisse Teile der Zelle, die Strahlenbildungen, allerdings durch Ordnung von Mizellen eine erhöhte Konsistenz annehmen, ohne daß darum auf eine „Viskositätserhöhung" oder „Koagulation" des Plasmas im allgemeinen geschlossen werden dürfte. Auch Hydratation kann zu einer Viskositätssteigerung führen, indem die wasseraufnehmenden Kolloidteilchen nun dichter gepackt sind. Besonders muß natürlich zur Koagulationstheorie der Umstand hinführen, daß hypertonische — also wasserentziehende — Mittel sich als besonders geeignete Parthenogenetica erweisen. Diese Wirkung erklärt sich vermutlich dahin, daß sie die lokale Verfestigung in der Astrosphärenbildung begünstigen, und es scheint weiter verständlich, daß eine kombinierte Anwendung eines zytolytischen Mittels (Fettsäure) und des hypertonischen Seewassers die besten Resultate der künstlichen Parthenogenese ergibt: die ersteren Mittel wirken quellend und begünstigen die Abhebung der Befruchtungsmembran, die letzteren wasserentziehend und fördern die Astrosphärenbildung, so daß durch die Anwendung beider die richtige „Balance" erzielt wird.

Aber auch der Idee der Lysinwirkung kommt eine relative Bedeutung zu. Sie geht aus (Fr. Lillie) von der Tatsache, daß aus dem reifen Ei

Stoffe austreten, die zu einer Verklumpung, Agglutinierung der Spermien führen. Dieses „Fertilizin", das von befruchteten Eiern und nur von ihnen abgeschieden wird, soll die Aktivierung des Eies bewirken (vgl. Just, 1930).

Was endlich den dritten der angeführten Teilprozesse der Aktivierung, nämlich die Erregung der Zellteilungen, anlangt, so müssen natürlich jene Hypothesen, die einen spezifischen und allgemeinen Teilungsfaktor annehmen, dessen Wirksamkeit auch beim Einsetzen der Furchung nachzuweisen suchen. Gurwitsch und seine Schüler haben nach der Besamung und ebenso vor der zweiten Furchung ein mitogenetisches „Aufleuchten" der Seeigeleier festgestellt; andere Mitarbeiter Gurwitschs fanden, daß durch mitogenetische Strahlung eine Stimulation des Furchungsrhythmus erreicht werden kann.

Alle diese Momente müssen natürlich nicht nur bei der künstlichen Parthenogenese, sondern auch durch die natürliche Befruchtung ausgelöst werden, worüber aber heute wohl nur Konjekturen möglich sind.

3. Gestaltung

Wenn wir den Komponentalprozeß der „Gestaltung" sozusagen in Reinkultur, also möglichst unvermischt mit den übrigen Komponentalprozessen, studieren wollen, so sollten wir eigentlich bei Entwicklungsprozessen der niederen Organismen, etwa bei der Sporangienbildung der Myxomyceten oder bei der Vereinigung künstlich isolierter Schwamm- oder Hydrazellen zu einem neuen Individuum einsetzen. Leider wurden eigentliche Experimente über die Gestaltung bisher wenig angestellt; es ist zu hoffen, daß die Einsicht in die relative Selbständigkeit und die prinzipielle Wichtigkeit dieses Prozesses zu seiner intensiveren Erforschung anregen wird.

Es ist aber nicht schwer, die Selbständigkeit der Gestaltung gegenüber den anderen Prozessen auch in der Entwicklung der hauptsächlich untersuchten höheren Metazoen aufzuzeigen. Das Hauptverdienst gebührt hier Vogt (1925, 1929), der in seiner berühmten Analyse der Frühentwicklung des Amphibienkeimes mit Hilfe der Vitalfärbungsmethode diese auf räumlichen Umlagerungen des Bildungsmaterials beruhenden „Gestaltungsbewegungen" (zum Unterschied von den durch örtlich verschiedenes Wachstum bedingten Formbildungsvorgängen) eingehend untersuchte. Als „Grundbewegungen der Primitiventwicklung" erscheinen Invagination, Ausbreitung des Dachbereiches (Epibolie), Streckung des Randzonenbezirkes, dorsale Konvergenz und ventrale Divergenz aller drei Keimblätter. Man könnte geradezu von „amöboiden" Bewegungen nicht der einzelnen Zellen, sondern des ganzen Keimes reden.

Goerttler (1927) hat allerdings den Versuch gemacht, zwischen den Gestaltungsbewegungen und der Determination einen bindenden Zusammenhang nachzuweisen. Wie später ausführlich zu besprechen, wird die Medullarplatte im Urodelenkeim von der Spemannschen Schule als vom unterlagernden Organisator (Urdarmdach) induziert angesehen. Es gelingt

aber unter Umständen, die Entwicklung von Medullarplatte ohne Unterlagerung zu erreichen. GOERTTLER hat dies zunächst durch seine Versuche mit „Ringembryonen" (1926) und später durch folgenden Versuch erwiesen: er verpflanzte ein Stück präsumptiver Medullarplatte in die Bauchhaut einer Neurula; wird das Stück so eingepflanzt, daß seine eigenen Bewegungstendenzen durch die neue Umgebung nicht behindert werden, so entwickelt sich Medullarplatte; werden seine Formbildungsbewegungen jedoch gehemmt, so resultiert (wie in SPEMANNS grundlegendem Versuch) ortsgemäße Entwicklung zu Epidermis. Diese Versuche scheinen zu zeigen, daß die Entwicklung der Medullarplatte von den Formbildungsvorgängen abhängt. GOERTTLER meinte darum, daß die materielle Determination ganz allgemein eine Folge der Gestaltungsvorgänge sei.

Dieser Versuch, zwischen Gestaltung und Determination resp. Differenzierung einen bindenden Zusammenhang herzustellen, ist aber wieder aufgegeben. Zunächst wird er — wie MARX (1930) betont — den tatsächlichen Verhältnissen bei der experimentell erzielten Induktion nicht gerecht, bei der der Organisator seine Bewegungen gar nicht auf das induzierte Gewebe übertragen kann, weil er bei der heute üblichen Methodik nicht in festen Zusammenhang mit dem Oberflächengewebe transplantiert, sondern in das Blastocoel nur eingesteckt wird. Auch sonst zeigen die neueren Versuche immer mehr, daß Differenzierung und Gestaltung weitgehend voneinander unabhängige Prozesse sind (vgl. unten die Ergebnisse von DÜRKEN, KUSCHE, BAUTZMANN). LEHMANN (1929) setzte ein rechteckig herausgeschnittenes Ektodermstück aus der Grenze zwischen präsumptiver Epidermis und Medullarplatte um 180° gedreht wieder ein; auch ohne typische Gestaltungsvorgänge vermochten sich die gedrehten Bezirke herkunftsgemäß zu entwickeln, wenn auch zur Bildung einer regulären Medullarplatte wohl ein ordentliches Zusammenwirken zwischen den Gestaltungsbewegungen und den zellulären Differenzierungstendenzen notwendig ist.

Bei dem oben beklagten Mangel an Experimenten in dieser Hinsicht ist es kein Wunder, daß die Einsicht in die Ursachen der Formbildung noch sehr gering ist. Bei der Anordnung der Furchungsstadien kommt die Oberflächenspannung und das Prinzip der kleinsten Oberflächen in Betracht, dessen Geltung auch bei den Zellformen (im einfachsten Fall regelmäßige Sechsecke) in Geweben und Furchungsstadien nachweisbar ist (vgl. THOMPSON, 1917). SPEK (1919) hat ein Gastrulationsmodell, zusammengesetzt aus verschieden stark quellenden Hälften (das „Ektoderm" aus einer Doppelschicht von Agargelatine und stark quellender Gelatine, die andere Hälfte aus Agargelatine) angegeben, das, ins Wasser gesetzt, sich invaginiert. Er kommt zu dem Schluß, daß Quellungsvorgänge bei der Formbildung der Tiere eine große Rolle spielen, daß auch die Ausstülpungen und Faltungen bei ihr dadurch zustande kommen, daß sich die später konvex werdende Fläche der sich krümmenden Zellplatte durch stärkere Wasseradsorption stärker ausdehnt als die andere. Darum sind stark quellende Stoffe, wie die Lipoide, bei den Faltenbildungen von großer Bedeutung, und tatsächlich sind manche durch Faltung sich formende Organe, wie das Zentralnervensystem, die Leber, durch Lipoidreichtum ausgezeichnet. Ähnlich erklärt sich die Lithiumwirkung durch stärkeres Aufquellen der äußeren Fläche der Entodermzellen als der inneren, so daß die Urdarmeinstülpung in umgekehrter Richtung stattfinden muß.

Rhumbler (1921) sieht allerdings in dem von Spek angenommenen Quellungsmechanismus nur einen Sicherungsmechanismus, der bei gallertreichen Eiern, wie dem des Seeigels, dem „aktiven Automobilismus" der Zellen nachhelfen kann, während sonst über ähnlichen Gallertreichtum der Eier nichts bekannt ist. Die Möglichkeit spezifisch vitaler Formprinzipien ist offenzuhalten, welche nicht mehr auf den Affinitäten zwischen Molekülen und Molekülgruppen, sondern auf jenen der höheren Gestaltsstufen der Zellen u.s.f. beruhen.

4. Segregation

Als den zweiten Grundvorgang der Entwicklung haben wir jenen der „Keimgliederung", „Autonomisierung" (Weiss, 1930), „Segregation" (F. R. Lillie, 1929) zu betrachten. Segregation will — im Anschluß an die genannten Autoren — folgendes besagen: ein sich entwickelndes System hat am Anfang nur vorgeschrieben, was es als Ganzes zu leisten hat; für die Einzelteile ist jedoch die Entwicklungsrichtung noch nicht vorgezeichnet; das betreffende System ist „harmonisch-äquipotentiell"[1]), d. h. die inneren Entwicklungsbedingungen können sich nach Störung in der für das ganze System typischen Anordnung wiederherstellen, so daß weder Durchmischung noch Verkleinerung den Gang der Entwicklung beeinträchtigt. Allmählich aber sondern sich in dem System die unabhängigen Entwicklungsbedingungen für die Teilsysteme heraus, welch letztere dadurch als „selbstdifferenzierend" erscheinen. Die Anlagensonderung ist nicht eine Aufteilung eines starr präformierten Mosaiks, sondern eine allmähliche dynamische Verselbständigung von Wirkungsgebieten.

Dieser Prozeß der Segregation ist unabhängig von den übrigen Komponentalprozessen, er ist auch nicht mehr als bloß ein Teil des Entwicklungsgeschehens: obwohl z. B. im Tritonkeim nach der ursprünglichen Segregation des Organisatorbereiches lange Zeit keine weitere Segregation erfolgt (wie die Transplantationsexperimente zeigen, in denen sich präsumptives Ektoderm je nach dem Transplantationsort in Epidermis, Medullarplatte, mesodermale Organe umbilden kann), so erfolgt doch der Prozeß der Blastulabildung und der Gastrulation. Die Segregation ist auch nicht an die Zellteilung gebunden, sie kann ebensowohl in einer einzigen Zelle, der Eizelle erfolgen (Mosaikeier) wie in einem Zellkomplex (Regulationseier). Die Geschwindigkeit der Segregation ist bei selbst nahe verwandten Species verschieden (Brandt, 1928: Zeitpunkt der Fixierung der Achsen der Extremitäten bei verschiedenen Urodelenarten verschieden).

---

[1]) Der Begriff „äquipotentiell" hat zwei verschiedene Bedeutungen. Im strengen Sinn würde er besagen, daß der Keim in allen seinen Teilen durchaus gleichartig ist. Tatsächlich ist aber in jedem entwicklungsfähigen System mindestens eine Achse und damit eine polare Verschiedenheit festgelegt. Wenn man also von „äquipotentiell" spricht, so heißt das nur: „bei Festlegung mindestens einer Achse in den einzelnen Teilen noch nicht determiniert". Nur im letzteren Sinn soll der Ausdruck „äquipotentiell" hier gebraucht werden.

a) Mosaik- und Regulationseier

Eines der ältesten Ergebnisse der Entwicklungsphysiologie war die Unterscheidung zweier Klassen von Keimen, die man als „Regulations-" und „Mosaikkeime" bezeichnete. Manche Keime — z. B. die des Seeigels, des Amphioxus, der Molche — liefern bei Teilung des Keimes, bei Verschmelzung von Keimen und bei Verlagerung der Keimteile (durch Pressung) noch ganze, normale Individuen: sie „regulieren". Andere Keime — z. B. der Ascidien, der Quallen, der Gastropoden — liefern aus Teilbruchstücken nur defekte Organismen, so daß also ihre Entwicklung eine „Mosaikarbeit" der einzelnen, unabhängigen und unersetzbaren Keimregionen zu sein scheint.

Heute wissen wir, daß der Unterschied zwischen Mosaik- und Regulationskeimen nur graduell ist; beide Klassen sind durch alle erdenklichen Zwischenstufen verbunden. Wir können — in teilweisem Anschluß an Schleip (1927, 1929) — die Reihe etwa folgendermaßen zusammenstellen. Erstens finden wir Keime, bei denen bereits im ungefurchten Ei sog. organbildende Regionen lokalisiert sind. Das Ei der Ascidie *Cynthia* enthält nach Conklin nicht weniger als 6 verschiedene Plasmaarten, welche sich später bildenden Organen entsprechen. Das Ei der Schnecke *Dentalium* zeigt nach Wilson drei Schichten, welche durch einen pigmentierten Ring in der Mitte bezeichnet werden; im Zweierstadium bildet sich der für Gastropoden kennzeichnende Pollappen, der eine der einen Blastomere anhaftende Scheinzelle darstellt. Wird der Pollappen entfernt, so fehlt der entstehenden Larve die posttrochale Region und das Wimperorgan. Im Eiplasma der Rippenqualle *Beroe ovata* ist eine Region vorhanden, die ausschließlich für die Bildung der Rippen, des Bewegungsorgans der Quallen, bestimmt ist; die normale Rippenzahl ist 8; aus geteilten Blastomeren bilden sich Individuen mit einer Rippenzahl unter 8, so zwar, daß die Summe der Rippen aller aus einem geteilten Keime hervorgehenden Individuen zusammen wiederum 8 beträgt. Hier sehen wir aber bereits, daß auch diesen Musterbeispielen von „Mosaikentwicklung" nicht jegliche Regulationsfähigkeit fehlt. Die Teilembryonen der *Beroe* haben zwar nur alle zusammen 8 Rippen, aber jede von ihnen bildet einen normalen Darm, einen Sinneskörper, u. s. f. Ein weiteres Beispiel dieser Klasse bedeuten die beim *Tubifex* (Penners, 1926) an den beiden Polen des Eies auftretenden und bei der Furchung in eine einzige Zelle (D) des Vierzellenstadiums gelangenden Polplasmen. Mit Hilfe der Strahlenstichmethode wurde gezeigt, daß nach Abtötung der Blastomeren A, B und C des Vierzellenstadiums sich aus der Zelle D allein ein vollständiger Embryo entwickelt; die übrigen Zellen sind isoliert zu solcher Leistung nicht fähig. — Bei Zentrifugierungsversuchen bedingt irreparable Verlagerung der organbildenden Regionen abnorme Entwicklung.

Die zweite Stufe bilden die Organisatoren der Amphibienentwicklung, denen wir einen besonderen Abschnitt zu widmen haben.

Wenn — wie später zu besprechen — sich das Organisatorgebiet wahrscheinlich zunächst nur quantitativ vom übrigen Keim unterscheidet,

so ergibt sich abermals ein kontinuierlicher Übergang zu einer dritten Klasse, nämlich zu den bloß quantitativen Unterschieden im Eiplasma (Seeigelkeim). Auch diese extremen „Regulationskeime" sind äquipotentiell nur entlang der vom vegetativen zum animalen Pol führenden Achse, so daß bei einer Teilung in dieser Richtung Ganzbildungen entstehen. Rein vegetative Hälften bilden Larven ohne Wimperschopf, Stomödäum, Flimmerband, rein animale können nicht gastrulieren. Auch bei Transplantation ist Gastrulation nur beim Vorhandensein vegetativen Materials möglich (Verschmelzung zweier animaler Hälften). Als Ganzes ist der Seeigelkeim kein äquipotentielles System, wohl aber stellen Ekto- und Entoderm ein solches dar (Hörstadius, 1928). Hier geht — nach den älteren Versuchen von Boveri und besonders nach den neueren von Hörstadius — die Determination von quantitativen Differenzen aus. An der jeweils „vegetativsten Stelle" eines Eibruchstücks erfolgt die Gastrulation; im normalen Ei ist diese der vegetative Pol; ein rein animaler Keimteil enthält kein quantitativ wirksames Plasma, daher besteht kein Gefälle und erfolgt keine Sonderung von Organanlagen (außer bei Lithiumbehandlung, vgl. unten).

Am Anfang der Reihe stehen also rein quantitative Verschiedenheiten des Plasmas; diesen stehen die Organisationszentren der Amphibien nahe, die vielleicht auch schon qualitativ unterschieden sind. Beide üben ihren Einfluß auch auf andere Teile des Keimes aus. Am andern Ende stehen die organbildenden Regionen, die einen Einfluß nur auf die Keimteile ausüben, in die sie gelangen, u. zw. in zweierlei Art: die einen organisieren den sie enthaltenden Keimteil (Polplasmen); die anderen stellen die Substanz eines noch nicht differenzierten Organs dar (Dentalium). Es liegt nahe, anzunehmen, daß diese Stufen ontogenetisch aus einander hervorgehen.

Gerade die neueren Ergebnisse zeigen uns, daß die Bezeichnungen „Mosaik-" und „Regulationseier" nicht mehr adäquat sind. Z. B. das *Tubifex*-Ei können wir nicht mehr als „Mosaikei" bezeichnen, weil ja die Zelle D eine Ganzbildung zu liefern, also zu „regulieren" vermag. Andererseits läßt sich das *Triton*-Ei weder als Regulations- noch als Mosaikei im alten Sinn bezeichnen: auf der einen Seite erscheint sein Anlagenmuster in Form einer „Prädetermination" oder „Bahnung" (s. u.) bereits „mosaikartig" vorgezeichnet, auf der andern Seite bezeichnet die weitgehende Umstimmbarkeit dieses Musters seinen „regulatorischen" Charakter.

So unterscheiden sich Mosaik- und Regulationseier lediglich durch die Geschwindigkeit der Segregation im Vergleich zu jener der Furchung. Bei den ersteren erfolgt die Segregation so schnell, daß sie bereits im ungefurchten Ei weitgehend durchgeführt ist, so daß die Furchung differente Gebiete aufteilen muß, während sie bei den letzteren dann noch am Anfang steht und erst später (etwa bei der Gastrulation) weitere Fortschritte macht. Das allmähliche Fortschreiten der Segregation zeigt sich, wenn z. B. alle $^1/_2$- und $^1/_4$-Blastomeren des Seeigelkeimes noch vollständige Embryonen liefern, aber von den $^1/_8$-Zellen nur mehr ein Teil. Besonders deutlich ist das zeitliche Fortschreiten der Segregation bei einem Versuch am *Fundulus*-Keim (Hoadley, 1927): nach lokaler Defektsetzung in

frühen Stadien entwickeln sich noch 90 % der Embryonen normal, in etwas späterem haben schon 70 % quantitative Abnormitäten und noch später bleiben dauernd lokalisierte Defekte zurück und tritt Ausfall von bestimmten Organen oder Organpartien auf.

Daß der Vorgang der fortschreitenden Segregation auch für den Warmblüterkeim gilt, zeigen die zahlreichen Versuche der Verpflanzung von Teilen der jungen Keimscheibe in die Allantois eines längere Zeit bebrüteten Hühnerembryos, bei denen die Differenzierungsleistungen der Transplantate um so größer sind, je älter diese zur Zeit der Operation waren (Tabelle der Resultate HOADLEYS bei MANGOLD, 1928).

Einen Kommentar erfordert der häufig gebrauchte Begriff der „organbildenden Stoffe" (vgl. auch die Kritik des Begriffes „Substanz" von WOODGER, S. 264). Dieser Begriff ist eigentlich eine contradictio in adjecto und hat darum häufig Kritiken herausgefordert; denn ein „Stoff", d. h. eine unorganisierte Menge von bloß chemisch definierten Substanzen, kann gewiß kein „Organ" „bilden". Tatsächlich müssen die sichtbaren Differenzen im Eiplasma verschieden beurteilt werden. Zunächst gibt es solche, die sicher nicht „organbildend" sind, wie z. B. der orangerote Ring des Seeigeleies; der Teilungs- und Verschmelzungsversuch zeigt, daß es für die Ganzbildung irrelevant ist, wieviel von diesen Stoffen in eine Blastomere gelangt. Da weiter ein bloßer „Stoff" keine Organisation hervorbringen kann, so können „organbildende Stoffe" offenbar entweder nur Stoffe sein, die organisiert werden — also etwa notwendige Baumaterialien zur Bildung gewisser Organe (dann können wir sie aber nicht als „organbildend" bezeichnen); oder aber, sie müssen bereits organisiert sein (wenngleich diese Organisation mit unsern Hilfsmitteln nicht nachweisbar zu sein braucht) — dann ist es aber irreführend, sie als bloße „Stoffe" zu bezeichnen.

b) Die Organisatoren und die Rolle der Induktion

Die grundlegenden Entdeckungen SPEMANNS und seiner Schüler über die Organisationszentren des Amphibienkeimes haben der neueren Entwicklungsphysiologie ihren Stempel aufgedrückt. Es wurde gezeigt, daß gewisse Teile des Amphibienkeimes die Fähigkeit besitzen, anderen Teilen die Entwicklungsrichtung vorzuschreiben. H. MANGOLD (1924) überpflanzte ein Stück obere Urmundlippe der *Triton*-Gastrula in die präsumptive Bauchhaut eines andersartigen Keimes, und es wurde an dieser deplacierten Stelle eine sekundäre Anlage, samt Chorda, Urwirbeln, Hörblasen und Vornieren hervorgerufen; die Anlage bestand nur zum geringsten Teil aus dem eingepflanzten Material, zum größten aus dem Material des Wirtskeimes, wobei die Grenze zwischen induzierten *taeniatus*- und induzierenden *cristatus*-Zellen mitten durch die Urwirbel, die Rückensaite u.s.f. hindurchgehen konnte, wie durch die verschiedene Färbung des eingepflanzten Gewebes ersichtlich war. SPEMANN nannte daher jene Teile „Organisatoren" und den Keimbezirk, wo dieselben in frühen Entwicklungsstadien beisammenliegen, das „Organisationszentrum" des Keimes. Das Vorhandensein des Organisationszentrums ist die Voraussetzung für die Bildung eines Achsensystems; jenes ist schon vor der Furchung im „grauen Halbmond" der Amphibienkeime angelegt, wie ein älteres Experiment SPEMANNS lehrt. Wird ein Molchkeim im Zweizellenstadium mit einer

Haarschlinge durchschnürt, so entstehen entweder zwei komplette Embryonen oder ein kompletter Embryo und ein Bauchstück, je nachdem, ob durch das Einschneiden der ersten Furche der Organisator auf beide Zellen verteilt wurde oder nicht und also jede der getrennten Zellen einen Teil von ihm abbekam. Bei Verschmelzung durch kreuzweise Überlagerung zweier ganzer, zweizelliger *Triton*-Keime hängt das Entstehen einheitlicher Embryonen, von Doppel- und Mehrfachbildungen davon ab, wie die Organisationszentren durch das verschiedene Einschneiden der ersten Furche verteilt wurden. Je nach der möglichen oder unmöglichen Verschmelzung der Organisatoren der beiden Keime ergeben sich Einheits- oder Mehrfachbildungen (Mangold und Seidel, 1927).

Über die Bedeutung des Induktionsvermögens für die normale Entwicklung hat Spemann eine einheitliche Vorstellung entwickelt. Ähnliche Organisatorwirkungen, wie die besprochenen, kommen auch in der späteren Entwicklung vor. Z. B. der Augenbecher kann in fremder Epidermis die Bildung einer Linse veranlassen, wirkt also als Organisator; selbst aber bekommt er wahrscheinlich seine organisatorischen Fähigkeiten vom unterlagernden Mesoderm übermittelt und ist so ein „Organisator zweiter Ordnung". Einen solchen Organisator zweiter Ordnung haben Spemann und Geinitz (1927) auch experimentell hergestellt. Mangold (1925) hatte nachgewiesen, daß sogar die Keimblätter nur topographische Bedeutung haben und keine Segregationsstufe des *Triton*-Keimes darstellen. Er stellte Mesoderm aus präsumptiver Epidermis her, indem er diese so verpflanzte, daß sie bei der Gastrulation mit eingestülpt wird; d. h. Hautmaterial kann in frühem Stadium je nach seiner Lage Chorda, Urwirbel, Vornieren werden. Andererseits zeigte Marx, indem er ein Stück Urdarmdach in die Furchungshöhle der Gastrula steckte, daß das Mesoderm (Urdarmdach) Medullarplatte zu induzieren vermag. Spemann und Geinitz kombinierten nun beide Experimente: sie machten Ektoderm durch Verpflanzung zu Mesoderm, nahmen es einige Zeit nach der Einstülpung wieder heraus und steckten es in die Furchungshöhle einer jungen Gastrula, wo es nun Medullarplatte induzierte. So kann man sich also die ganze Entwicklung zumindest des Amphibienkeimes aus solchen durch Organisatoren verschiedener Ordnung verbundenen Einzelprozessen zusammengesetzt denken.

Das räumliche Fortschreiten der Organisierung von einem Zentrum aus, wie es durch Spemanns Forschungen am Amphibienkeim nahegelegt wird, scheint bei einer ganz anderen Tierart nachweisbar zu sein. Durch lokalisierte Branddefekte wurde beim Libellenei nachgewiesen, daß der determinierende Einfluß von hinten nach vorn fortschreitet; die Grenze, bis zu der ein Defekt reichen darf, ohne daß die Bildung einer Keimanlage unterbleibt, rückt mit dem Älterwerden des Keimes kranialwärts vor (Seidel, 1926/29, 1928).

Aus den Versuchen Spemanns scheint also hervorzugehen, daß die Segregation des Amphibienkeimes auf dem Wege der Induktion, ausgehend vom Organisator, vor sich gehe. Allerdings wurde nur gezeigt, daß die einzelnen Keimbezirke vor der Organisatorwirkung im Gastrulastadium, wo der Organisator die Medullarplatte unterlagert, „relativ in-

different" oder „umdifferenzierungsfähig" (vgl. unten S. 302) sind; daß sie gänzlich indifferent sind, ist durch sie nicht nachgewiesen, vielmehr ist es wahrscheinlich, daß in ihnen die Segregation bereits ihren Anfang genommen habe.

Vogt (1928) erzielte durch Sauerstoffmangel oder lokalisierte Abkühlung (durch Einfügung des Keimes in eine genau passende Öffnung der Scheidewand zwischen zwei Gefäßen, deren eines mit kaltem, das andere mit warmem Wasser durchströmt ist) Entwicklungshemmungen bei der einen Keimhälfte; jede Hälfte liefert eine reine Halbbildung verschiedener Entwicklungsstufe. Er schließt aus dem Fehlen von Regulationsvorgängen hier und in anderen Fällen, daß eine weitgehende „Bahnung" der Entwicklungsvorgänge von Anfang bestehe, so daß also die Keimentwicklung 1. als Mosaikarbeit, d. h. als unmittelbare Segregation der Keimbezirke an Ort, 2. als Regulationsarbeit, vermittelt von induzierenden Organisatoren, vor sich gehe.

Man hat das Problem meist in einer spezielleren Form zu ergründen versucht, nämlich durch die Prüfung der Bedeutung der Unterlagerung für die Entwicklung der Medullarplatte. Im Experiment kann der Organisator die Bildung von Medullarplatte induzieren; aber es ist natürlich eine andere Frage, ob die Unterlagerung durch einen Organisator unbedingt notwendig für die Medullarplattenentwicklung ist. Speziell die oben erwähnten Versuche Goerttlers zeigen, daß Medullarplatte sich auch ohne Unterlagerung bilden kann. Nach Lehmann ist die Bildung der Medullarplatte eine kombinative Einheitsleistung der beiden relativ selbständigen Faktoren der labilen Determination der Medullarplatte und der Unterlagerung durch den Organisator.

Spemann (Spemann und Geinitz, 1927) suchte Goerttlers Ergebnisse durch den Begriff der „doppelten Sicherung" seinem Vorstellungskreis einzureihen. So sicher es ist, daß der Augenbecher in fremder Epidermis eine Linse zu induzieren vermag, so sicher ist es auch, daß die eigentlichen Linsenbildungszellen sich auch ohne Augenbecher zu einer Linse entwickeln können; zumindest bei *Rana esculenta* kommen beide Fähigkeiten nebeneinander vor. Eine ähnliche „doppelte Sicherung" könnte auch bei der Bildung der Medullarplatte vorliegen. Man kann weiter annehmen, daß schon die „labile Determination" der Medullarplatte im Zusammenhang mit dem Organisator (dem präsumptiven Mesoderm) erfolgt; indem der letztere Bezirk bei der Gastrulation eingestülpt und unter die Medullaranlage gebracht wird, induziert er diese nun endgültig. Die Fälle nachgewiesenermaßen nur relativer Selbstdifferenzierung und die großartigen, tatsächlichen Leistungen der Induktion, wie diese in Spemanns Grundexperimenten vorliegen, würden für eine derartige einheitliche Auffassung des Entwicklungsgeschehens sprechen.

Die grundlegende Frage ist, ob die ganze Organisierung (Segregation) des Keimes einzig vom induzierenden Organisator ausgeht, oder in Abhängigkeit vom Gesamtkeim, wobei vom Organisator — als dynamisch aktivstem Teil des Keimes — freilich die weitaus stärksten Wirkungen ausgehen, wie er ja diese Organisierung im Transplantationsexperiment

für sich hervorbringen kann. Es scheint augenblicklich schwer, diese Frage eindeutig zu beantworten. Wenn wir den Gesamtverlauf der Entwicklung in Betracht ziehen, so ist freilich zu beachten, daß einfach bedingte Entwicklung, in der der Organisator sich lokalisieren läßt, recht selten ist; sie ist im Amphibienkeim außer für die Medullarplatte nur für die Linse nachgewiesen, während die Entwicklung der anderen Teile, Bindegewebe, Epidermis, Herz, Leber u.s.f. die Anzeichen einer vielfach bedingten Entwicklung trägt. Das würde im Sinn der zweiten Alternative sprechen.

c) Die Organanlagen

Genau das gleiche Prinzip der Segregation, wie wir es für den Gesamtkeim beschrieben, gilt auch für die einzelnen Teilsysteme, für die sich gegenüber anderen Keimteilen in „Selbstdifferenzierung" entwickelnden Organanlagen.

Die grundlegenden Einsichten verdanken wir hier der Erforschung der Extremitätenanlagen der Urodelen (vgl. die Referate von Mangold, 1929; Gräper, 1927). Die Extremitätenanlage ist äquipotentiell ebenso wie der Regulationskeim: aus halben Anlagen, aus zwei aufeinandergelegten Anlagen, aus beliebigen Hälften bei gleicher Vorn-Hintenachse u.s.f. können Ganzbildungen entstehen, woraus hervorgeht, daß die Organanlage wohl als Ganzes determiniert ist, nicht aber ihren Teilen schon die Entwicklungsrichtungen vorgeschrieben sind.

Wir finden auch bei der Extremitätenanlage das Induktionsprinzip — freilich mit charakteristischen Abwandlungen — wieder. Eine „homöogenetische" Induktion (vgl. unten S. 298f.) einer solchen in Material, das sonst keine gebildet hätte, kann nach G. Hertwig (zuletzt 1927) durch die Einpflanzung einer haploiden Extremitätenknospe erzielt werden, wo dann u. a. auch diploide, also induzierte Extremitäten auftreten; als Spender dienen haploide Larven, die durch Bestrahlung des Spermas mit Radium und nachfolgender künstlicher Befruchtung gewonnen werden können. Sehr merkwürdig ist die „heterogenetische" Extremitäteninduktion: durch Einpflanzung von Gehörbläschen (Balinsky, 1926), ja sogar von Zelloidinstückchen (Balinsky, 1927), also durch einen ganz unspezifischen Reiz ist es möglich, im *Triton*-Embryo die Extremitätenbildung auszulösen. Die Induktion der Bildung einer Extremität durch einen zugeleiteten Nerven (Locatelli, Guyénot) dürfte ebenfalls eine solche unspezifische Auslösung darstellen.

Zwischen dieser Extremitäteninduktion und der Spemann schen scheint zunächst ein Gegensatz zu bestehen. Bei der letzteren ist — wenngleich die Rolle des Substrats nicht vernachlässigt werden darf — doch die Orientierung und Gliederung der induzierten Anlage in stärkstem Maße durch den Organisator bestimmt; die Extremitäteninduktion aber trägt den Charakter einer unspezifischen Auslösung durch die Transplantation, resp. die durch ihre operativen Folgen (Wunde, Entzündung, Vorwölbung) hervorgerufene, zunächst ganz unspezifische Proliferation. Vielleicht ist aber dieser Gegensatz nicht absolut, da ja die organisatorische Wirkung nicht ein

Monopol des Urmundrandes ist, sondern auch anderen Keimteilen zukommt, da nach GILCHRIST (1928) sogar lokale Erwärmung zu einer Verdopplung des Achsensystems, also zu einer Wirkung führen soll, die sonst durch einen „Organisator" ausgelöst wird u.s.f.

Die Äquipotenz der Teile bei Festlegung einer polaren Achse wurde, wie für Regulationskeime und Extremitätenanlagen, auch für andere Organanlagen nachgewiesen. So vor allem für die Herzanlage (COPENHAVER, 1926): zwei übereinandergelegte Herzen, ein gespaltenes, ein teilweise exstirpiertes Herz, zwei vordere, hintere, rechte oder linke Hälften können, zusammengefügt, normale Herzen bilden. Ebenso kann eine eingepflanzte Augenanlage mit der des Wirtstieres zu einer einzigen Augenblase größerer Dimension verschmelzen (PASQUINI, 1929). Man kann die Augenanlage in vitro aufzüchten (STRANGEWAYS und FELL, 1926; FILATOW, 1926), und auch aus einer ausgepflanzten distalen Hälfte ebenso wie aus der im Tier verbleibenden proximalen entsteht ein kompletter, verkleinerter Becher. Die Induktion der Linsenbildung durch den Augenbecher wurde bereits kurz erwähnt. —

Inwieweit sind wir in der Lage, Wesen und Ursache des Segregationsprozesses anzugeben? Wir können jedenfalls sagen, daß durch die neueren Ergebnisse die Lehre von der „Präformation" widerlegt und die von der „Epigenesis" zum Siege geführt wurde. Nach der präformistischen Lehre sind im Keim die Anlagen für die einzelnen Teile vorgebildet, die sich im Laufe der Entwicklung lediglich zu entfalten brauchen; nach der epigenetischen aber erfolgt die Bestimmung der Teile zu ihrem Schicksal durch das Ganze. Die neueren Ergebnisse zeigen, daß „präformiert" im Ei und Keim nur die Gesamtheit aller artspezifischen Entwicklungsmöglichkeiten ist; den einzelnen Keimteilen aber ist ihr Schicksal am Anfang noch nicht vorgezeichnet, sie sind nicht vorgebildete Anlagen für die einzelnen Organe, sondern werden erst allmählich in eine bestimmte Entwicklungsbahn gelenkt. Diese Festlegung — die bei verschiedenen Keimen zu verschiedenem Zeitpunkt erfolgt — geschieht im Zusammenhang des Gesamtsystems, unter gegenseitiger Beeinflussung der Teile, also „epigenetisch". „Selbstdifferenzierung" (um den alten Ausdruck zu gebrauchen) tritt erst dann zutage, wenn ein Keimteil seine Entwicklungsrichtung im Keimganzen, also in „abhängiger Differenzierung" erhalten hat.

Der Effekt der sich in der Segregation abspielenden Dynamik darf wohl als ein chemisches Verschiedenwerden der einzelnen Keimregionen, eine „Chemodifferenzierung" angesprochen werden, die ja in den Mosaikkeimen direkt ersichtlich ist. Ähnliches lehren die Untersuchungen über die kolloidalen Zustandsänderungen des Keimes. Durch Zentrifugierung werden die lipoiden Granula des Seeigelkeimes auswärts geschleudert und sammeln sich in der künftigen ventralen Keimregion; es gelingt also, die Dorsoventralachse experimentell festzulegen, wobei zugleich der Einfluß der Verteilung der Plasmakolloide auf die Segregation des Eies zutage tritt (RUNNSTRÖM, 1926). Die polare Plasmadifferenzierung des Seeigeleies (die schon BOVERI beschäftigte) wurde von RUNNSTRÖM im Dunkelfeld

untersucht. Im befruchteten Ei erscheint ein orangegelb aufleuchtender „Dunkelfeldring", während die übrige Oberfläche silberweiß leuchtet; dieser Dunkelfeldring ist nicht identisch mit dem orangeroten Pigment, und er dürfte der Partie entsprechen, die bei der Gastrulation eingestülpt wird (1928). Die Lithiumbehandlung findet im Dunkelfeld durch Vorrücken der oberen Grenze des Dunkelfeldringes in die animale Kalotte ihren sichtbaren Ausdruck, womit für sie ein unmittelbar wahrnehmbarer Indikator gegeben ist (1928a). Durch diese Ergebnisse von Runnström, die eine Änderung der Segregationsverhältnisse bei der Lithiumbehandlung direkt sichtbar machen, wird auch das paradoxe Ergebnis von v. Ubisch (1929) verständlich, daß bei dieser auch animale Hälften gastrulieren können. Zumindest einen Ausblick auf die Dynamik der Segregation scheinen wir bereits zu besitzen: besonders gut lassen sich die Umlagerungen der im Plasma emulgierten Eiweiß- und Lipoidtropfen an *Nereis*-Eiern (Spek, 1931) verfolgen; auf Grund von Indikatorversuchen ergibt sich, daß an dem Pol der Richtungskörperbildung eine Verschiebung des ph nach der alkalischen, am entgegengesetzten nach der sauren Seite stattfindet, so daß wahrscheinlich kataphoretische Verschiebungen jene Umlagerungen bedingen. Bei der Furchung wird das Plasma unter die zwei Zellgruppen mit „alkalischem" und „saurem" Plasma aufgeteilt; die „alkalischen" Zellen umwachsen die „sauren" und schließen sie endlich ein (Gastrulation durch Epibolie); die ersteren werden zu Ektoderm, die letzteren zu Entoderm. Bei KCl-Behandlung erfolgen diese Schichtungen unter Ausbleiben der Zellulierung („Differenzierung ohne Furchung").

Es besteht also kein Grund, zu bezweifeln, daß „Chemodifferenzierung" ein wichtiges Moment der Segregation ist. Freilich wird dadurch nicht das Problem der Organisation aus der Welt geschafft; ein „kolloidales System" mit keinen anderen Bestimmungen, als die einer bloßen Mischung von Solen und Gelen zukommen, kann bestimmt keine Entwicklung leisten. Es mögen in einem solchen System, wenn bestimmte Reaktionen ablaufen, verschiedene Substanzen gebildet werden, und das System mag sich auf einen Gleichgewichtszustand einstellen; aber es kann nicht jene Ordnung der Prozesse leisten, welche zur Erzeugung immer höherer Organisationsstufen notwendig ist, ohne daß es selbst einen Ordnungsgrad besitzt, der über denjenigen einer gewöhnlichen Sol-Gel-Mischung unendlich hinausgeht. Diese Ordnung nennen wir eben „Organisation" und haben einige Vorstellungen darüber (S. 245f.) zu entwickeln versucht.

Nach den heutigen Erfahrungen darf es wohl als ziemlich sicher gelten, daß die Organisatorwirkung als chemisch vermittelt anzusehen ist. Zunächst ist festgestellt, daß der induzierende Reiz nicht organspezifisch ist: präsumptive Chorda, Medullarplatte, funktionierendes Gehirn, wahrscheinlich auch Extremitätenanlagen vermögen zu induzieren; auch besteht zwischen der Größe des Implantats und des Induktionserfolges ein direkter Zusammenhang (Mangold, 1928). Der Induktionsreiz ist auch nicht artspezifisch: sogar ein Unkenorganisator bringt im Molchkeim eine sekundäre Embryonalanlage hervor (Geinitz, 1925). Für die stoffliche Natur des Induktionsreizes spricht vor allem die „homöogenetische" Induktion:

Medullarplatte, unter junges Ektoderm gebracht, induziert wiederum Medullarplatte, ja sogar das Gehirn der schwimmenden Larve besitzt noch diese Fähigkeit (Mangold und Spemann, 1927). Hier scheint also das Medullarplatte induzierende Agens vom Organisator an das Medullarplattenmaterial übermittelt und von diesem seinerseits wieder abgegeben zu werden. Für die chemische Natur der Organisatorwirkung sprechen besonders neuere Versuche von Marx und Spemann. Auch narkotisierte Organisatoren vermögen zu induzieren, selbst wenn der Organisator im Wirtskeim zerfällt (Marx, 1930); nach Spemann (1931) können auch mechanisch zerstörte Organisatoren noch induzieren. Wenn die früheren Ergebnisse dazu verleiten mochten, im Organisator den einzig aktiven Teil des Geschehens zu sehen, der in einem an sich völlig indifferenten Material allein die Organisation hervorbringt, so machen die neueren den reaktiven Charakter des Prozesses deutlich und weisen darauf hin, daß auch dem Substrat eine bedeutungsvolle Rolle zukommt. Wenn also gefragt wird, ob die „Potenzen" zur Hervorbringung der induzierten Anlage vom Organisator „zugeteilt" werden, oder ob sie bereits im Substrat gelegen waren und der Organisator nur bestimmt, welche von ihnen verwirklicht werden, so zeigt der reaktive Charakter des Prozesses die Unzulässigkeit dieser Fragestellung. In diesem Sinn ist die je nach der Einpflanzungsrichtung wechselnde Einstülpungstendenz des implantierten Organisators zwar mitbestimmend für die Richtung der induzierten Medullarplatte, aber Wirkungsweisen des Wirtskeimes tendieren auf Gleichrichtung der induzierten Anlage mit der primären. Ebensowohl der implantierte Organisator wie auch der Wirtskeim sind beteiligt an der regionalen Gliederung des Induktionsergebnisses: „Kopforganisator" induziert auch weiter hinten verpflanzt die Kopfregion, „Rumpforganisator", der sonst Rückenmark induziert hätte, induziert in Kopfhöhe die Kopfregion (Spemann, 1929, 1931a). Offenbar besteht also von der unspezifischen Auslösung, wie sie etwa in der Induktion von Extremitätenanlagen durch Zelloidinstückchen vorliegt, über die Induktion durch narkotisierte und zertrümmerte Organisatoren bis zur Induktion durch bei vollem Leben befindliche Organisatoren, welche Richtung und Gliederung des Induktionsergebnisses wesentlich mitbestimmen, ein durchaus kontinuierlicher Übergang, wobei freilich die Rolle des Induktors in dieser Reihe sich immer stärker ausspricht.

Die neueren Ergebnisse dürften sich wohl am besten unter der Annahme verstehen lassen, daß die Rolle des Organisators darin besteht, daß er als ein äußerst aktiver Bezirk seine Umgebung (etwa durch die Abgabe von Katalysatoren) zu jener Intensität der Reaktion erhebt, die zur Bildung eines Achsensystems führt. Die Stellung des Organisators würde also nicht darin bestehen, daß er eine absolute Ausnahmsstellung gegenüber den übrigen, schlechthin „unorganisierten" Keimteilen einnimmt, sondern er ist vor diesen quantitativ durch besondere Aktivität ausgezeichnet, so daß ohne seine Mitwirkung die Bildung eines Achsensystems nicht vollbracht werden kann. Der Organisator wäre das „hohe" Ende eines im Keim ausgebreiteten Gradienten. Ebenso dürfte aber auch im Organisationszentrum selbst ein Gradient anzunehmen sein, der den Unterschied zwischen

„Kopforganisator" und „Rumpforganisator" ausmacht. Man könnte geradezu die höhere Aktivität sowohl der normalerweise die Kopfregion liefernden Gegend des Substrats als auch des Kopforganisators als „Kopfbildungsaktivität" gegenüber der niedrigeren der „Rückenmarksbildungsaktivität" als „dominant" bezeichnen; kombinieren wir die dominante Kopfbildungsaktivität mit der rezessiven Rückenmarksbildungsaktivität, so geht leicht hervor, daß Kopforganisator in Kopfhöhe (d × d), Kopforganisator in Rumpfgegend (d × r), Rumpforganisator in Kopfgegend (r × d) allemal Kopfinduktion ergeben muß, und nur Rumpforganisator in Rumpfgegend (r × r) Rückenmarksinduktion. Wenn wir auch nicht wissen, welcher Art die Reaktionen sind, die zur Herstellung einer typischen Embryonalanlage führen, so ergibt doch diese quantitative Vorstellung eine einheitliche Deutung der im normalen Entwicklungsverlauf und im Experiment erfolgenden Verläufe, und, darüber hinaus, auch der Feinheiten der letzteren.

Es wurde bereits oben (S. 92) erwähnt, daß die Regulation von geteilten, verschmolzenen und gepreßten Keimen — die für DRIESCH den Vitalismusbeweis bedeutete — vermutlich die Wiederherstellung eines Gleichgewichtszustandes ist. Freilich ist damit die „physiko-chemische Erklärung" der Regulation noch lange nicht geleistet. Das Regulationsprinzip etwa in Form des Prinzips von LE CHATELIER oder in der von KÖHLER (1927) vorgeschlagenen Form sagt selbstverständlich über die in den betreffenden Systemen waltenden Kräfte nicht das geringste aus. Die Ableitung der Regulation aus physiko-chemischen Prinzipien, wie der Schichtung verschieden schwerer Flüssigkeiten, der Wiederherstellung gestörter Konzentrationsverhältnisse nach dem Massenwirkungsgesetz mag denkbar erscheinen für die Keimregulationen; offenbar gehören aber genau in eine Linie mit den Regulationen geteilter, verschmolzener und verlagerter Keime die ganz analogen Experimente mit Organanlagen, Regenerationsblastemen und ganzen niederen Organismen (z. B. die Reintegration von künstlich erzeugten Planarienmonstren nach STEINMANN, 1927). Hier wird man die Regulation nur im Sinne der Wiederherstellung eines dynamischen Gleichgewichts von Prozessen im Sinne des oben (S. 198f.) Ausgeführten auffassen können, und die letzteren Beispiele zeigen wohl besonders deutlich den Primat des sich wieder einregulierenden, stationären Geschehens gegenüber den fixen Strukturen.

5. Differenzierung

Durch die Segregation — verlaufe diese nun als ein im Rahmen des Gesamtkeims einsetzendes Geschehen, oder gehe sie aus von fest lokalisierten Organisatoren — entstehen im Keim untergeordnete Entwicklungssysteme, in denen verschiedene Bedingungen gegeben sind. Die Differenzierung ist nun die Reaktion des zellulären Substrats auf diese verschiedenen Entwicklungsbedingungen in verschiedenen Teilen des Keimes. Während die Segregation ein Geschehen ist, welches in Abhängigkeit von dem gesamten, respektiven Entwicklungssystem erfolgt (wenngleich sie in gewissen Fällen

schon so früh einsetzen mag, daß der Keim in den experimentell prüfbaren Stadien bereits als ein Mosaik unabhängiger Anlagen erscheint), so ist die Differenzierung die Sache der einzelnen, durch jene verselbständigten Teile, letzten Endes der Zellen (resp. Plasmodien, Synzytien, Metaplasmen). Nach erfolgter Segregation, nach erfolgter Festlegung der Bedingungen für eine bestimmte Entwicklungsrichtung geschieht die Differenzierung in den einzelnen Teilen in der einmal eingeschlagenen Bahn („Selbstdifferenzierung") — gleichgültig, ob sie im normalen Entwicklungsverlauf zu einem sinnvollen, oder bei Verlagerung, bei Entfall anderer Teile u.s.f. zu einem atypischen Endgebilde führt. (Über den Begriff der Differenzierung vgl. bes. die logistischen Untersuchungen Woodgers, 1930/31.)

Die neueren Versuche lehren, daß die Festlegung einer bestimmten Differenzierungsrichtung ganz allmählich erfolgt. In den frühesten Stadien besitzen die Zellen sehr verschiedene Differenzierungsmöglichkeiten, so daß sie unter unspezifischen Bedingungen die verschiedensten Leistungen vollbringen können. Dürken (1926) brachte animales Material der Blastula und Gastrula von *Rana fusca* in die ausgeräumte Augenhöhle älterer Larven und sah es sich dort zu Chorda, Knorpel, Ganglienzellen, sogar zu Zentralnervensystem und Labyrinth entwickeln. Es können also Gewebe und Organe auch ohne normalen Ablauf der Gastrulation entstehen. Freilich ist hier nicht sicher, ob nicht Organisatormaterial mitverpflanzt wurde. Diese Ergebnisse brachte Dürken in Zusammenhang mit der Geschwulsttheorie von Cohnheim. Bautzmann (1929) fand bei „Interplantations"versuchen ähnlich denen Dürkens (aber mit Teilen von *Triton*-Blastulen und -Gastrulen ausgeführt) „bedeutungsfremde Selbstdifferenzierung", d. h. eine Eigendifferenzierung in anderer Richtung, als der prospektiven Bedeutung entspricht. Material aus der Grenze von Medulla und Ektoderm (also weit entfernt vom Ektoderm-Mesodermbereich) entwickelte sich zu Chorda und Muskulatur. Kusche (1929) sah — während die Zellen des präsumptiven Organisatorbereiches sich stets herkunftsgemäß zu Chorda und Muskulatur entwickeln — aus allen Bereichen der beginnenden *Triton*-Gastrula Chorda und Muskulatur hervorgehen, während Medullarplatte und Epidermis aus der späteren Gastrula sich stets herkunftsgemäß differenziert.

Die erste Wirkung der Segregation auf die Differenzierungsrichtung einer Zelle oder Zellgruppe ist eine noch reversible „Bahnung" (Vogt). Das Gewebe hat bereits eine Prädilektion für eine bestimmte Differenzierungsrichtung, aber diese kann durch neu auftretende Einflüsse noch umgestoßen und durch eine andere ersetzt werden. Unter neutralen Bedingungen erfolgt also eine herkunftsgemäße Differenzierung, werden jedoch die betreffenden Teile in determinativ wirksame Umgebung gebracht, so wird ihre ursprüngliche Disposition umgestoßen und ortsgemäße Differenzierung greift Platz. Für den ersten Vorgang kann uns wieder Goerttlers Experiment als Beispiel dienen, wo bei „günstiger" Lagerung präsumptives Medullarmaterial (vor der Unterlagerung) sich zu Medullarplatte entwickelt, bei „ungünstiger" aber zu Epidermis. Auch der Interplantationsversuch zeigt das analoge Verhalten: Holtfreter (1929a)

brachte Keimstücke in die Leibeshöhle und die Lymphräume älterer Larven; präsumptive Epidermis lieferte Epidermis, Corium, Bindegewebe, Sinnesknospen; präsumptive Medullarplatte vor der Unterlagerung medullarrohrähnliche Gebilde, gangliöse Komplexe, Nervenfasern. Damit ist ebenso wie für die präsumptive Medullarplatte auch für die präsumptive Epidermis die Selbstdifferenzierungsfähigkeit erwiesen. Neuerdings ist auch die Züchtung isolierter Teile des Amphibienkeimes in RINGER-Lösung gelungen (HOLTFRETER, 1931a). Hinsichtlich des Ektoderms ist besonders wichtig, daß präsumptive Medullarplatte, resp. Epidermis nicht nur (bei Interplantation ins Coelom) herkunftsgemäß Medullarplatte, resp. Epidermis, sondern auch sowohl präsumptive Medullarplatte Epidermis, wie auch präsumptive Epidermis Medullarplatte liefern kann. Bei der Züchtung in Salzlösung hingegen liefert sowohl präsumptive Epidermis wie auch präsumptive Medullarplatte immer Epidermis. Hieraus scheint also erstens hervorzugehen, daß die Verschiedenheit des Mediums die Differenzierungsrichtung bestimmt, und zweitens, daß vermutlich ziemlich einfache Faktoren (wie sie schon in der Bauchhöhle gegenüber der RINGER-Lösung anwesend sind) genügen, um der Differenzierung zu Medullarplatte zum Sieg zu verhelfen. Das ist wohl ein neuer Beweis dafür, daß auch die Organisatorwirkung keineswegs so spezifischen Charakter trägt, als es zuerst scheinen konnte. Man sollte mit HOLTFRETERS ingeniöser Methode versuchen, die Differenzierungsrichtung durch chemische, physikalisch-chemische und organische (Organisatorsubstanz!) Mittel künstlich zu beeinflussen, wodurch zweifellos wichtige Einblicke in die heute ja so gut wie unbekannte Physiko-Chemie der Determination sich ergeben würden.

Was den zweiten Teil des obigen Satzes, die ortsgemäße Einordnung, anlangt, so zeigt uns diese das Ausgangsexperiment SPEMANNS: er überpflanzte an Molchkeimen des Gastrulastadiums (1919) einzelne kleine Teile des äußeren Keimblattes. Er setzte z. B. ein Stückchen aus jener Gegend einer Streifenmolchgastrula, die später zu Epidermis werden soll, in eine Kammolchgastrula ein, u. zw. in die Gegend des künftigen Gehirns und umgekehrt. Wird diese Vertauschung zu Beginn der Gastrulation durchgeführt, so wird die überpflanzte, präsumptive Epidermis an ihrem neuen Standort zu einem Teil der Medullarplatte, die überpflanzte, präsumptive Medullarplatte zu einem Teil der Epidermis. Etwa in dem angegebenen Versuch haben wir einen Streifenmolch, dessen Gehirn zum Teil aus Kammolchgewebe besteht, das sogar eigentlich Kammolchhaut hätte werden sollen; und dennoch funktioniert dieses Gehirn völlig normal. MANGOLD (1925) hat dann gezeigt, daß eine derartige Umstimmung sogar bei Überpflanzung in fremde Keimblätter statthat. — Der Schluß des ganzen Prozesses ist endlich die irreversible Festlegung der Differenzierungsrichtung, welche der zweite Teil des grundlegenden SPEMANN-Versuches uns zeigt: wird die angegebene Vertauschung an einem späteren, älteren Stadium der Gastrula vorgenommen, so wird präsumptive Medullarplatte nun auch dann zu Medullarplatte, resp. zu einem Abkömmling derselben, wenn sie in die Gegend der Epidermis verpflanzt wurde. Wir bekommen also z. B. ein in die Leibeshöhle gerichtetes, natürlich vollkommen sinn- und zweckloses

Auge. Die allmähliche Festlegung der Differenzierungsrichtung zeigen auch die mit einer etwas anderen Methode angestellten Transplantationsexperimente Lehmanns (1929).

Bei Überpflanzung von Teilen (vor erfolgter Determination) entwickeln sich dieselben „ortsgemäß", wobei sie zugleich ihre „Artspezifität" bewahren. Das beruht darauf, daß die organischen Relationen, die eine bestimmte Differenzierung bedingen, bei beiden in Frage stehenden Arten die gleichen oder zumindest sehr ähnliche sind; die implantierten, von einer anderen Spezies stammenden Zellen können aber auf diese Relationen nur mit jenen Reaktionen antworten, die durch ihre genetische Konstitution bedingt sind (vgl. Woodger, 1930/31, S. 18, 193f.). So kann z. B., wie bereits erwähnt, bei Transplantation in die Epidermis von *cristatus* präsumpsives *taeniatus*-Gehirn zu Epidermis, aber freilich zu *taeniatus*-Epidermis werden. Besonders instruktiv sind hier neue, xenoplastische Transplantationen von Spemann und Schotté (1932): ventrales Anurenektoderm, durch Einpflanzung unter den organisierenden Einfluß eines Urodelenkeimes gebracht, wird von diesem zur ortsgemäßen Bildung der Mundregion veranlaßt; aber es entwickelt die den Anuren zukommenden Haftnäpfe, nicht die den Urodelen eigenen Haftfäden.

Aus den bereits erwähnten Ergebnissen geht auch hervor, daß die Differenzierung ein gegenüber den anderen relativ selbständiger Teilprozeß ist. Daß Gestaltung und Differenzierung unabhängig sind, wurde schon oben (S. 289) erwähnt. Die Differenzierung ist — wie speziell die „bedeutungsfremde Selbstdifferenzierung" lehrt — auch unabhängig von der Segregation, in dem Sinn, daß die organischen Relationen, welche bei der Segregation die Differenzierungsrichtung festlegen (Organisatorwirkung), offenbar durch unspezifische Einflüsse ersetzt werden können. Zwischen Differenzierungshöhe und Wachstum besteht ein Antagonismus, so daß hochdifferenzierte Gewebe (Nerv, Muskel) zugleich am wenigsten wachstumsfähig sind — im Gegensatz zu undifferenzierten, z. B. Bindegewebe.

Bei Explantation bleiben gewisse, für die betreffende Gewebsart spezifische Eigenschaften (Malignität, Pigment- und Inkretproduktion, Verschiedenheit der Proliferationsenergie) und Differenzierungen erhalten; bei anderen kommt es zu einer Entdifferenzierung. Wahrscheinlich sind also die sichtbaren, histologischen „Differenzierungen" des Metazoenorganismus nicht einheitlich zu beurteilen. Auf der einen Seite haben wir solche, die permanente, zum nunmehrigen Eigenbesitz der Zelle gewordene Eigenschaften (vermutlich irreversible Umwandlungen) darstellen, auf der andern Seite reversible, die nicht nur zu ihrer Entstehung, sondern auch zu ihrer Erhaltung bestimmter organischer Bedingungen bedürfen, in denen die betreffenden Zellen stehen, und die darum im Explantat zurückgehen. Selbstverständlich ist aber das Zurückgehen von sichtbaren Differenzierungen im Explantat noch kein Beweis dafür, daß keine irreversiblen Veränderungen „unsichtbar" beharren. Diese Momente dürften wohl für das Problem der sog. Metaplasie von Bedeutung sein. Metaplasie, d. h. das Zurückgehen der Differenzierung und eine Differenzierung in neuer Richtung, dürfte nur bei „reversiblen" Differenzierungen im obigen Sinn möglich

sein, wie sie vor allem bei mesenchymalen Elementen vorliegen. Das mag etwa zutreffen bei der Umwandlung von Blut- in Bindegewebszellen (Maximow), oder wenn angegeben wird, daß bei der Regeneration von Planarien die „wenig differenzierten" Zellelemente sich in Regenerationszellen umwandeln, die nun zu allen möglichen Differenzierungsleistungen befähigt sind und verwendet werden. Es wäre weiter zu erwarten, daß „metaplasie"fähige Gewebe, z. B. das Material der Iris (bei der Wolffschen Linsenregeneration der Tritonen) sich explantiert entdifferenzieren. Umgekehrt könnte im Explantat entdifferenziertes Gewebe, in neue und andersartige, organische Bedingungen gebracht, nunmehr vielleicht neuer und andersartiger Differenzierungen fähig sein — sofern es sich nämlich bei der ersten Differenzierung lediglich um eine reversible handelte. Man spricht oft von dem „Embryonalwerden" sich entdifferenzierender Gewebe im Explantat; es fehlen jedoch völlig Untersuchungen darüber, ob dieselben nur embryonal aussehen, d. h. ihre Differenzierungen verloren haben, oder ob sie auch die embryonale Fähigkeit, auf determinierende Einflüsse zu reagieren, besitzen. Das wäre ein sehr wichtiges und experimentell wohl nicht allzu schwer zu prüfendes Problem; man könnte im Explantat entdifferenzierte Gewebe, etwa nach Spemannscher Methodik im Organisatorbereich, auf ihre Differenzierungsfähigkeiten prüfen.

Über die Ursachen der Differenzierung können wir uns erst sehr mangelhafte Vorstellungen machen. Im Explantat ist es geglückt, aus indifferentem Gewebe unter schlechten Wachstumsbedingungen Faserbildungen zu erzeugen (Maximow); ebenso gelang es, normale Bindegewebszellen in bösartige Geschwulstzellen umzuwandeln (Carrel). Die hauptsächlichen Theorien, die über die Entstehung der Zelldifferenzierungen aufgestellt wurden, sind schon an anderem Orte (S. 219) kurz erwähnt worden.

Hingegen können wir uns wenigstens prinzipielle Vorstellungen über die Festlegung der Differenzierungsrichtung machen. Die Differenzierung kann wohl als der sichtbare Effekt der Reaktion der Zellen auf die in der Segregation gegebene „Chemodifferenzierung" aufgefaßt werden. Am ansprechendsten dürfte die Vorstellung sein, daß in den einzelnen Zellen verschiedene Reaktionsketten mit verschiedener Geschwindigkeit ablaufen. Solange eine Reaktionskette einen erst geringen Vorsprung gewonnen hat, so wird sich dieser beim Fehlen von Störungen immer weiter auswirken, jedoch kann er durch das Hinzutreten neuer Bedingungen, welche die rückständig gebliebene Reaktion begünstigen, noch aufgehoben werden. Das wäre dann die „labile Determination" oder „Bahnung" des Materials. Hat aber einmal eine Reaktionskette einen bedeutenden Vorsprung gewonnen, so können später einsetzende Einflüsse nichts mehr daran ändern, und die fernere Entwicklung ist von der Umgebung unbeeinflußte „Selbstdifferenzierung".

Wenn wir die Organisatorwirkung nun von der Seite der Differenzierung betrachten, so dürfte sich auch hier die Vorstellung des Ablaufes verschiedener Reaktionsketten in den Zellen („Prinzip der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten", Goldschmidt; „Wettlauf der Potenzen", Przibram) empfehlen. Wir wollen annehmen, daß etwa in den der prä-

sumptiven Epidermis zugehörigen Ektodermzellen sowohl die auf Bildung von „Epidermis" wie auch von „Medullarplatte" hinzielenden Reaktionen ablaufen, normalerweise aber so, daß die „Epidermisreaktion" das Übergewicht gegenüber der „Medullarplattenreaktion" hat. Wird jedoch ein Organisator eingepflanzt, der — etwa durch die Abgabe wirksamer Katalysatoren oder sonstwie (vgl. MARX, 1930, S. 369ff.) — das Verhältnis der Reaktionen verschiebt, so erlangt die Medullarplattenreaktion das Übergewicht — und es kommt nun zur Bildung von Medullarplatte. Umgekehrt wird — der quantitativen Schichtung des Keimes entsprechend — im präsumptiven Medullarmaterial die „Medullarreaktion" prävalieren.

Auch die bedeutungsfremde Differenzierung ordnet sich dieser Auffassung ein, die auf den ersten Blick wie eine Bedrohung gesicherter Ergebnisse erscheint. Während die SPEMANNschen Ergebnisse zu zeigen scheinen, daß die Determination durch den Organisator erfolgt (eine Auffassung, die auch bei der Selbstdifferenzierung von Medullarplatte in den Versuchen GOERTTLERS, HOLTFRETERS u.s.f. haltbar bleibt, wenn wir die plausible Annahme zulassen, daß die Organisatorwirkung schon vor dem Stadium der Unterlagerung einsetzt), so scheint die bedeutungsfremde Differenzierung eine Prädetermination zu zeigen, die in keiner Weise vom Organisator ausgehen kann, da ja die Differenzierung in anderer Richtung erfolgt, als es im normalen Entwicklungszusammenhang geschehen würde. In unserer Auffassung hingegen weist die bedeutungsfremde Differenzierung uns gerade das auf, was wir theoretisch fordern. Wir können dieselbe wohl als einen direkten Hinweis darauf betrachten, daß in sehr vielen Zellen nebeneinander verschiedene Reaktionsketten ablaufen, nicht nur die den durch das prospektive Schicksal der Zellen geforderten Differenzierungen entsprechenden, sondern eben auch „bedeutungsfremde", wobei es nur eines geringen Anstoßes bedarf, um einer derselben die Oberhand zu verschaffen. Vermutlich ist das, was man als (Differenzierungs-) „Pluripotenz" der Zellen bezeichnet, nichts anderes als eben dieses Ablaufen verschiedener Reaktionen, von denen durch die in der Segregation gesetzten Bedingungen jeweils eine (etwa zu Medullarplatte oder Epidermis) den Vorsprung gewinnt.

6. Wachstum

Die grundlegende entwicklungsphysiologische Frage ist die nach den Faktoren, welche die Gerichtetheit des Wachstums im Organismus — man denke etwa an die Bildung der Finger einer Extremität —, im Gegensatz zu dem nach allen Richtungen gleichmäßigen Wachstum etwa einer Gewebekultur, bedingen. Diese Frage impliziert ein Problem von ungeheuerer Kompliziertheit und offenbar können wir eine befriedigende Aufklärung des gerichteten Wachstums gar nicht erwarten, solange wir über die Faktoren, welche das Wachstum überhaupt bedingen, keine Klarheit besitzen.

Eine erste Möglichkeit der Ordnung des Wachstums ist durch die Orientierung der Zellen in ihrem Medium gegeben. Es gelang WEISS (1929),

das chaotisch wachsende Material einer Gewebekultur in eine bestimmte Struktur zu zwingen: er züchtete explantierte Gewebe in freihängenden Membranen, die zwischen einfachen, geometrischen Figuren (Rechteck, Dreieck) ausgespannt waren, und zeigte, daß das Wachstum in der Richtung der maximalen Spannung erfolgt, also im Dreieck z. B. in drei Strahlenbüscheln auf die Kanten zu. Nähere Analyse zeigt, daß das heterogene Wachstum auf eine primär im Medium entstehende Struktur zurückgeht, in der Art, daß dessen Mizellen in der Spannungsrichtung orientiert werden; das Zellwachstum folgt sozusagen der Straße, welche durch die gerichteten Mizellen des Mediums gebahnt ist. Vermutlich wird auch im Organismus primär die Grundsubstanz organisiert und erst über diese das Zellgefüge. Ein ähnlicher Mechanismus dürfte bei der anscheinend so eminent teleologischen, funktionellen Anpassung der Stützgewebe vorliegen; wie die mechanische Spannung haben aber auch die mannigfachsten anderen physikalischen und chemischen Einwirkungen Einfluß auf die Struktur von Kolloiden, und es ist denkbar, daß auch ein Teil der Gerichtetheit des ontogenetischen Zellwachstums auf diesem indirekten Wege zustandekommt. Speziell auch zur Erklärung des gerichteten Auswachsens der Nervenfasern (vgl. unten S. 318) dürfte der von Weiss aufgezeigte Mechanismus in Betracht kommen.

Einige Ansätze sind vorhanden, die es als möglich erscheinen lassen, daß zweitens die mitogenetische Strahlung etwas mit der Gerichtetheit des Wachstums zu tun hat. Es wurde an verschiedenen Objekten (Amphibienmetamorphose, Blacher und Holzmann, 1930; Blacher, Woronzowa u. a. 1931; Schwanzregeneration der Urodelen, Blacher und Bromley, 1930; Metamorphose von *Drosophila*, Holzmann, 1930) nachgewiesen, daß Resorptionsprozessen eine gesteigerte Proliferationstätigkeit folgt; weiter wurde gezeigt, daß die zerfallenden Gewebe (ebenso wie schon früher von Gurwitsch für proteolytischen Gewebszerfall und Glykolyse gezeigt wurde) Ausgangspunkt von mitogenetischen Strahlungen sind. Es liegt also die Annahme nahe, daß die bei der Resorption entstehenden mitogenetischen Strahlen einen Stimulus der Proliferationsvorgänge bedeuten. Der Thyreoidea-Einfluß auf die Metamorphose wird auf eine Stimulierung der Resorptionsprozesse zurückgeführt. Umgekehrt wird das Ausbleiben der Regeneration bei primärer Verheilung durch die Unterbindung des Zellzerfalls und damit der mitogenetischen Strahlung erklärt (Bromley, 1930). Blacher und Bromley (1930) führen die kegelförmige Gestalt des regenerierenden Molchschwanzes auf das frühere Auftreten der mitogenetischen Strahlung in den zentralen als in den Randteilen zurück.

Endlich könnte noch ein dritter Gesichtspunkt auf das gerichtete Wachstum angewendet werden, nämlich jener der Herstellung oder Wiederherstellung eines biodynamischen Gleichgewichtszustandes. Ebenso wie die letzterwähnte, gehört auch diese Betrachtungsweise eigentlich schon zum Regenerationsproblem, sei jedoch schon hier vorweggenommen, da ja vermutlich die allgemeinen Gesetzlichkeiten von Regeneration und Ontogenese die gleichen sind. Przibram (1922) bemüht sich, eine energetische Auffassung der Formbildung zu gewinnen. Der Verlust von

Teilen bedeutet eine Erhöhung des dem Organismus zugeschriebenen „Formpotentials"; bezeichnen wir das Potential der Formbildung am Ende einer Achse mit p, so wird bei Abschnitt eines Teiles dieser Achse eine Erhöhung auf den Wert P stattfinden, und die Potentialdifferenz P—p wird eine Beschleunigung des Wachstums, welche die „Regeneration" darstellt, ergeben, bis das für das Tier gültige, dynamische Gleichgewicht wieder hergestellt ist. Gleichgewichtsprozesse verlaufen mit um so größerer Geschwindigkeit, je weiter das System noch vom Gleichgewichtszustand entfernt ist, so daß der Ausgleich zunächst sehr rasch und um so langsamer verläuft, je näher das Endgleichgewicht ist. Das trifft tatsächlich für die Regenerationskurve, auf Grund zahlreicher quantitativer Versuche, zu: die Regenerationsgeschwindigkeit ist der abgeschnittenen Strecke direkt und der verflossenen Zeit seit der Störung umgekehrt proportional. Diese theoretische Grundlage wurde von Przibram auf zahlreiche Verhältnisse bei der Regeneration, vor allem auf die Erscheinungen der Kompensation angewendet. Heterochele Krebse zeigen eine größere „Knack-" und eine kleinere „Knotenschere"; die Differenzierung in dieser oder jener Richtung ist durch die Wachstumsgeschwindigkeit geregelt. Wird bei dem Pistolenkrebs *Alpheus* die größere Knackschere autotomiert, so wird die kleinere in eine Knackschere umgeformt („kompensatorische Hypertypie"); beim Hummer erfolgt direkte Regeneration der Knackschere, endlich bei Krabben bleibt bei den nächstfolgenden Häutungen der Differenzierungszustand der beiden Scheren (der regenerierten und der nicht amputierten) ungefähr gleich. Dieses verschiedene Verhalten konnte Przibram aus dem zwischen der regenerativen Beschleunigung des Wachstums und der normalen Wachstumsgeschwindigkeit der nicht amputierten Schere bestehenden Verhältnis in mathematischer Form ableiten. Je nachdem die normale Wachstumsgeschwindigkeit der nicht amputierten Schere größer, gleich oder kleiner ist als das durch die Amputation beschleunigte Regenerationswachstum, kommt es zur Scherenumkehr, zur gleichmäßigen Differenzierung auf beiden Seiten oder zu direkter Regeneration der größeren Schere. Diese Betrachtungsweise führt weiter dazu, die „Formqualität als Geschwindigkeitsverhältnis" aufzufassen, d. h. anzunehmen, daß in jedem Organismus verschiedene Wachstumsprozesse ablaufen, die normalerweise so abgestimmt sind, daß ein bestimmter den Sieg davonträgt, während bei Störung durch Amputation und Regeneration der konkurrierende Prozeß die Oberhand gewinnen kann. Auf diese Weise läßt sich die homöotische Regeneration, z. B. einer Antenne statt eines Auges bei Krebsen, erklären.

Auch das Wachstum erweist sich als von den übrigen Komponentalprozessen, vor allem der Differenzierung, weitgehend unabhängig (z. B. bei Gewebekulturen jahrelange Proliferation ohne weitergehende Differenzierung), ja es scheint sogar ein Antagonismus zwischen Proliferation und Differenzierungstätigkeit zu bestehen. Beim Hühnchen hat Schmalhausen (1926) wechselnde Perioden heftigen Wachstums mit nur unwesentlicher Differenzierung und Perioden der Differenzierung bei Wachstumsstillstand gefunden.

7. Polarität und Symmetrie

Die allgemeinsten Richtungen der Entwicklung sind durch die Polaritäts- und Symmetrieachsen vorgezeichnet. Eine polare Achse scheint in jedem entwicklungsfähigen System gegeben. Das einfachste Beispiel dafür ist die erwähnte Schichtung des Seeigeleies mit seinen drei Zonen, von denen die unpigmentierte vegetative das primäre Mesenchym, die pigmentierte den Urdarm und die unpigmentierte animale das Ektoderm liefert. Die Schichtung steht im Zusammenhang mit der Anheftung der Ovozyten im mütterlichen Organismus. Eine ähnliche polare Ordnung der Eisubstanzen ist bei den tierischen Keimen weit verbreitet. Die polare Achse erscheint in den Embryonen und im fertigen Organismus nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch charakterisiert, wie besonders die Forschungen Childs über die axial gradients gelehrt haben (Zusammenfassung: 1929).

Das allgemeinste Kennzeichen der physiologischen Achsen ist die verschiedene Empfindlichkeit gegenüber chemischen und physikalischen Agentien. Axiale Empfindlichkeitsdifferenzen wurden bei allen in dieser Beziehung untersuchten Formen (200 alle größeren Tiergruppen mit Ausnahme der Arthropoden repräsentierende Tier-, 50 Algenspezies) und mit den verschiedensten, chemischen und physikalischen Agentien aufgefunden. Die Tatsache, daß die axialen Empfindlichkeitsdifferenzen für verschiedene Agentien die gleichen sind, legt nahe, daß ein allgemeines, quantitatives physiologisches Differential der primäre Faktor dabei ist: so bedeuten die axialen Gradienten metabolische Gradienten. An die Empfindlichkeitsdifferenzen schließen sich axiale Differenzen hinsichtlich der Permeabilität, der Atmung (angezeigt durch den O-Verbrauch und CO_2-Produktion), der Reduktion von $KMnO_4$, des elektrischen Potentials. Ebenso zeigen sich die Gradienten an durch Abstufungen der Differenzierung (z. B. verschiedene Häufigkeit ein-, zwei- und mehrpoliger Formen bei dem Hydroidpolypen *Corymorpha*, Abstufungen der Kopffrequenz bei der Regeneration von Planarien u.s.f., je nach dem Schnittniveau). Durch Bedingungen, welche die physiologische Aktivität beeinflussen, kann die Polarität und Symmetrie beeinflußt, unterdrückt oder bestimmt werden. So können z. B. nach Gilchrist (1928) bei Amphibien neue Polaritätsachsen gesetzt werden durch einen Temperaturgradienten, an dessen heißem Ende ein sekundäres Achsensystem entsteht, bei Hydroiden durch die erhöhte Stoffwechselintensität infolge einer Verwundung, so daß z. B. bei *Corymorpha* durch eine sternförmige Wunde ein neuer, senkrecht zum ursprünglichen stehender Kopf und gegenüber Stolonen entstehen. Diese Möglichkeit der experimentellen Beeinflussung, daß z. B. ein Stück eines Hydroiden, wenn es frei ins Wasser gelegt wird, Hydranthen, wenn es an der Unterlage haftet und dementsprechend gehemmt ist, ein Hinterende erzeugt, weist darauf hin, daß die physiologischen Achsen durch quantitative und nicht durch qualitative Differenzen bestimmt werden. Verschiedene Organe erwachsen auf verschiedenen Niveaus der Gradienten. Da aber Polarität und Symmetrie in erster Linie quantitative Differenzen sind, so scheint es, daß Differenzen

der Konzentration von Substanzen an verschiedenen Niveaus den ersten Schritt zu qualitativen Differenzen bilden. Auf diese Weise erscheinen die Gradienten als die adäquate, physiologische Basis für Polarität und Symmetrie.

Indem physiologisch aktivere Bezirke die weniger aktiven beherrschen, sichern sie die Harmonie des Organismus, während Erlöschen der Dominanz dieser Regionen zur „physiologischen Isolierung" der nun nicht mehr unter ihrer Herrschaft stehenden Teile führt (vgl. CHILD, 1929a). Bei vielen Organismen werden die ursprünglichen Gradienten während der Entwicklung aufgehoben oder umgekehrt; neue Gradienten treten auf. So erscheint im Sinne CHILDS das SPEMANNsche Organisationszentrum als eine sekundäre Dominanzregion, die sich nicht qualitativ, sondern vor allem quantitativ vom übrigen Keim unterscheidet und — gleich GILCHRISTS heißer Temperatur — die Aktivität des umgebenden Gewebes bis zu jenem Niveau erhebt, in dem sich Medullarplatte entwickelt. Organisatoren sind nicht der Amphibienentwicklung eigentümlich; der wachsende Pflanzenwipfel, der Kopf eines Planarienstücks, die lokale Verletzung, welche eine neue Achse bei Hydroiden determiniert, sind alles „Organisatoren".

Gegen die Gradientenlehre wurden neuerdings verschiedene Einwendungen erhoben (vgl. WEISS, 1928, S. 91f.). Erstens gegen die Annahme, daß die Gradienten einen Aktivitätsabfall des Gesamtstoffwechsels bedeuten; demgegenüber hat PARKER (1929) bei Messung der regionalen CO_2-Abgabe von Würmern einen „Stoffwechselgradienten" nicht auffinden können; zweitens gegen die Annahme, daß der Aktivitätsabfall im Keim eine gesetzmäßige Beziehung zu dessen polarer Organisation besäße; demgegenüber kommt RANZI (1928) durch seine Untersuchungen der Empfindlichkeit der Embryonalstadien der Cephalopoden zu dem Schluß, daß diese Empfindlichkeit lediglich durch den Komplikationsgrad der betreffenden Organe und keineswegs im Sinn einer axialen Abfolge abgestuft sei. Ähnlich hat auch PORTSMANN (1927) bei Untersuchung der Dedifferenzierung von Seeanemonen gefunden, daß diese nicht schematisch von oben nach unten fortschreitet, sondern Organe verschiedener Differenzierungshöhe ganz verschieden auf KCN reagieren (z. B. liegt der resistenteste Teil, das Schlundrohr, neben der am meisten geschädigten Tentakelpartie). Endlich drittens meint PARKER, daß die Stoffwechselgradienten nur ein Maß der Aktivität darstellen, aber nicht als Ursache der Morphogenese aufgefaßt werden können.

Was die ersten beiden Einwände anlangt, so darf die Gradientenlehre nicht zu schematisch aufgefaßt werden. Als erwiesen kann wohl gelten, daß besonders aktive und hochdifferenzierte Regionen durch eine höhere Empfindlichkeit ausgezeichnet sind; aber es gilt, zumal bei höheren Organismen, natürlich keineswegs allgemein, daß die verschiedenen tätigen Bereiche stets in einer einfachen axialen Abfolge geordnet sind (übrigens sind ja auch in CHILDS Konzeption durch die Zulassung „sekundärer Dominanzregionen" Abweichungen von der einfach axialen Anordnung vorgesehen). Am wichtigsten ist natürlich die dritte Frage. Der Anschauung von CHILD, daß die Gradienten Entwicklungsfaktoren sind, indem lokal gesteigerte Stoffwechseltätigkeit die Ursache für lokale Entwicklungsprozesse bilden soll, hält WEISS entgegen, daß die Polarität durch die von außen bedingte, verschiedene Aktivität nicht de novo geschaffen wird, sondern bereits an sich im System begründet sei. Das dürfte wohl zutreffen; Ähnliches gilt auch für die Bilateralität (s. u.). Hingegen scheint ein anderer Einwand von WEISS u. a. nicht durchschlagend: daß nämlich

die Gradienten bloß quantitative Intensitätsunterschiede ausdrücken und darum für die qualitativen Verschiedenheiten der Entwicklungsvorgänge keine Erklärung bedeuten. Die Vorstellung bereitet wohl keine Schwierigkeiten, daß zunächst nur quantitative Differenzen im weiteren Verlauf zu qualitativen Unterschieden führen. Die im Entwicklungssystem ablaufenden Umsetzungen werden in den an reaktionsfähigem Material reichsten Teilen natürlich am raschesten erfolgen und bei längerem Andauern wird die Phasendifferenz zwischen den Vorgängen am „hohen" und am „niederen" Ende des Gradienten immer größer werden. Schließlich wird der Punkt kommen, wo an dem einen Pol bereits Reaktionen eingetreten sind, die am andern Ende noch nicht erreicht wurden, d. h. aus der ursprünglich nur quantitativen und graduellen Differenz ist eine qualitative geworden. Wenn gefragt wird, ob die Gradienten Entwicklungsfaktoren sind, so wird man sich ebensowohl vor der Überwie vor der Unterschätzung des Erklärungswertes der Gradienten (wie physikochemischer Faktoren überhaupt) zu hüten haben. Es scheint eine durchaus berechtigte Ableitung aus den Versuchsergebnissen, zu behaupten: wenn *Corymorpha* ein Köpfchen regeneriert, so geschieht das an der jeweils physiologisch aktivsten Stelle. In diesem Sinn sind also die Gradienten wohl unbedenklich als „Entwicklungsfaktoren" zu bezeichnen. Daß aber *Corymorpha* überhaupt Köpfchen bildet, und wie sie es anstellt, darüber gibt uns natürlich die Gradientenlehre keinerlei Aufschluß und es wäre darum verfehlt, in der physiologischen Aktivität eine Erklärung nicht nur für die Lokalisierung der Köpfchenbildung an bestimmten Stellen, sondern für die Köpfchenbildung überhaupt zu erblicken.

Als Faktor der Lokalisierung bestimmter Organbildungen erscheinen jedoch die metabolischen Gradienten als ein durchaus brauchbares und weithin anwendbares Erklärungsprinzip. Penners und Schleip (1928, a, vgl. auch Schleip und Penners, 1926) wiederholten eines der klassischen Experimente der Entwicklungsmechanik: Froscheier, zwischen Glasplatten gepreßt und umgekehrt, liefern die sog. Schultzeschen Doppelbildungen. Jeder Teil der Keimoberfläche kann eine Furchungshöhle bilden; daraus folgt, daß sich das Organisationszentrum nicht qualitativ, sondern nur quantitativ von den übrigen Teilen der Eioberfläche unterscheidet. Ähnlich erhielt Runnström (1926) durch Behandlung mit hypotonischem Seewasser beim Seeigelkeim überzählige Urdarmanlagen, so daß sich also die darmbildenden Potenzen, freilich abnehmend, bis zum animalen Pol erstrecken. Hörstadius (1928) fand bei Längsdurchschneidung und Ganzbildung des Seeigelkeimes, daß die Invagination immer am vegetativsten Punkt auftritt; dieser bildet ein Organisationszentrum, von dem die Organbildung überhaupt abhängt und die Einordnung beliebig vorhandenen Materials (bei Verschmelzungen) gewährleistet wird; das Organisationszentrum ist über die vegetative Hälfte diffus verteilt, also nicht an den vegetativen Pol gebunden und schon im reifen Ei lokalisiert. v. Ubisch (1929) beobachtete sogar in animalen Keimhälften nach Lithiumbehandlung Gastrulation (eine andersartige Deutung in der Arbeit von Ubisch). Ähnliches gilt für die Regenerationsversuche. Goetsch (1926) hat u. a. die Knospen der Hydra mit den Spemannschen Organisatoren in Parallele gestellt, indem sie bei Schädigung des mütterlichen Körpers oder eingepflanzt andere Teile als Aufbaumaterial zu benutzen vermögen, ähnlich die Regenerationsknospen der Planarien (Goetsch, 1927). Neuerdings hat Goetsch (1929) eine große Anzahl von Versuchen angegeben, die alle in

dieselbe Richtung deuten. Wenn z. B. an das Mittelstück einer Hydra an beiden Seiten ein Fuß angesetzt wird (niederstes Potential), so entwickelt sich der Kopf an der nun aktivsten Stelle, nämlich im Mittelstück. Oder bei einer in eine Glasröhre gesteckten *Cordylophora* (Hydroidpolyp) wächst ein Kopf dort, wo die Röhre ein Loch hat. Aus den „Frusteln" von *Microhydra*, die abfallen und sich anheften, entsteht immer am entgegengesetzten Ende ein Kopf, wobei es gleichgültig ist, welche Stelle zur Anheftung kommt. Regenerationsknospen fortgeschritteneren Stadiums bei Planarien verwenden das Material der Unterlage in ihrem Sinn wie ein Organisator u.s.f. Auf Grund aller dieser Ergebnisse erscheint also die Auffassung, daß aktive Regionen den Ausgangspunkt für polarisierte Organisationen bilden, und daß also die physiologische Aktivität ein Faktor der Lokalisierung der Entwicklungsprozesse ist, als durchaus berechtigt — wenn wir zugleich auch betonen, daß selbstredend eine Erklärung der Entwicklung als solcher damit nicht gegeben ist.

In manchen Fällen (Seescheiden) erscheint die bilaterale Symmetrie schon im ungefurchten Ei sichtbar vorgezeichnet. In anderen muß sie — sei es als eine unsichtbare Struktur, sei es als ein nicht nur in einer polaren Achse, sondern in der Symmetrieebene abgestufter Gradient — prädeterminiert sein; denn auch parthenogenetisch sich entwickelnde Eier z. B. des Frosches zeigen bilaterale Symmetrie, wobei — wenn die Parthenogenese durch Anstich angeregt wurde (Brachet) — die Medianebene keine Beziehung zur Anstichstelle zeigt. Freilich hatte schon Roux gezeigt, daß der Meridian der Eintrittstelle des Spermatozoons beim Frosch mit der Lage der ersten Furche zusammenfällt; hier scheint also die ursprüngliche Bilateralität durch den äußeren Einfluß umgestimmt zu sein; freilich ist der Zusammenhang zwischen Spermaeintrittstelle und erster Furche keineswegs bindend (Weigmann, 1927; Bánki, 1927). Auch zwischen der Lage der ersten Furche und der künftigen Medianebene besteht bei Amphibien (Smith, Vogt, Bánki) und Echinodermen (v. Ubisch) kein bindender Zusammenhang. Beim Amphibienei fällt die Medianebene meist mit der Symmetrieebene des grauen Halbmonds des befruchteten Eies zusammen.

Was endlich die dritte Achse und damit die bilaterale Asymmetrie anlangt, so dürfte in einem später bilateral asymmetrischen System jede Hälfte zunächst die Fähigkeit zur Bildung „rechter" und „linker" Bildungen besitzen und die normale, bilaterale Asymmetrie dadurch zustandekommen, daß die Prozesse in der einen Hälfte einen Entwicklungsvorsprung haben, so daß der anderen nur mehr die Ausführung der gegenseitigen Prozesse möglich bleibt. Verschiedene Versuche zeigen, daß die linke Seite normalerweise gegenüber der rechten einen Entwicklungsvorsprung besitzt. So ist die Herzanlage bei Urodelen (Goerttler, 1928) bereits im offenen Medullarplattenstadium determiniert und kann sich isoliert zu rhythmisch pulsierendem Gewebe (freilich ohne weitere Formbildung) entwickeln; es zeigt aber nur links entnommenes Material Pulsierfähigkeit, was auf den Entwicklungsvorsprung dieser Seite hinweist, der zum normalen situs viscerum führt. Wird hingegen dies Übergewicht der rechten

Hälfte beseitigt — am einfachsten durch Abspaltung der linken Seite —, dann vermögen bei Seeigelkeimen (Hörstadius) und Tritonen (Spemann und Falckenberg) in der rechten Keimhälfte die sonst von der vorauseilenden linken gehemmten Entwicklungsprozesse zu erfolgen, und wir erhalten situs inversus viscerum (vgl. Weiss, 1926, S. 127ff. und 1930, S. 90 ff.).

Die umfassenden Untersuchungen Harrisons und seiner Schule (Übersichtsreferat bei Mangold, 1929) haben die allmähliche Festlegung der Achsenrichtungen in der Extremität aufgezeigt. Zuerst erscheint beim *Axolotl* die Antero-Posteriorachse (Kopf—Schwanz, Auswachsungsrichtung der Extremität) determiniert, dann die dorsoventrale und endlich, bald nachher, die medio-laterale (proximo-distale der fertigen Extremität, welche die Seitenrichtung, links oder rechts, charakterisiert). D. h. z. B. eine junge linke Beinanlage entwickelt sich, vor ihrer Determination auf die rechte Seite verpflanzt, ortsgemäß zu einem rechten, nach der Determination herkunftsgemäß zu einem linken Bein. Die Vorderbeinanlage ist bereits unmittelbar nach beendeter Gastrulation einschließlich ihrer Polarität in der Antero-Posteriorachse fest determiniert (Detwiler, 1929). Kurz hingewiesen sei auf die Erscheinung der Rotation, in der falsch eingeheilte Extremitäten sich auf dem kürzesten Wege in eine der normalen möglichst nahestehende Stellung einregulieren.

8. Regeneration

Die moderne Entwicklungsphysiologie hat gelehrt, daß das regenerative Geschehen im wesentlichen nach denselben Prinzipien erfolgt, welche auch für das ontogenetische Geschehen gelten; die Regeneration erscheint als eine durch gewisse, abweichende Bedingungen modifizierte Wiederholung des normalen Entwicklungsgeschehens. So fassen wir das Regenerationsvermögen als eine primäre Eigenschaft des Lebendigen (ja nicht nur des Lebendigen, sondern „gestalteter" Systeme überhaupt) auf, nicht, wie einst Weismann glaubte, als einen durch Selektion angezüchteten, sekundären Mechanismus. Wir dürfen das um so eher, als sich die Organregeneration in zweierlei Hinsicht an die normalen Lebensvorgänge anschließt: nämlich an die ungeschlechtliche Fortpflanzung und an die physiologische Regeneration. Diese Auffassung stimmt mit der Tatsache überein, daß das Regenerationsvermögen geringer wird, je höher wir phylo- und ontogenetisch in der Stufenreihe emporsteigen, je starrer also das Entwicklungssystem in beiderlei Hinsicht geworden ist.

Das erste sich hier ergebende Problem ist die Frage nach dem Regenerationsmaterial. Für einige Gewebe — Nerven, Epidermis — gilt der alte Grundsatz: Gleiches aus Gleichem, indem diese Gewebe des Regenerats durch einfache Sprossung des Stumpfgewebes gebildet werden. Daß aber diese Regel keineswegs allgemein gilt, zeigt z. B. der folgende Versuch (Weiss, 1925): wird aus der Extremität eines Molches das ganze Skelett entfernt und nachher innerhalb der skelettfreien Extremität amputiert, so bleibt zwar das Skelett innerhalb der alten Stammstücke un-

ersetzt, aber von der Amputationsfläche angefangen bildet sich der abgetragene Extremitätenabschnitt mitsamt dem zugehörigen Skelett neu aus. Die Hauptmasse des Regenerats geht durch Neudifferenzierung aus einem indifferenten Blastem hervor. Es ist bei sehr verschiedenen Tieren in einheitlicher Weise festgestellt, daß die Regeneration von indifferenten Zellen ausgeht, die oft von weither dem Regenerationsorte zuwandern. Bei den Hydren spielen diese Rolle die Interstitialzellen (SCHULTZE); ähnliche indifferente Zellen gibt es bei den Würmern (Oligochaeten, „Neoblasten", HÄMMERLING; Planarien, Wanderzellen, STEINMANN; Rhabdozoelen, HEIN; Polychaeten, PFLUGFELDER; Lumbriziden, WEIZMANN; Lumbriculiden, SAYLES, WEIZMANN). Ebenso besorgen bei der *Clavellina* durch vitale Färbbarkeit ausgezeichnete, amöboide „Tropfenzellen" bei der Knospenbildung, Regeneration, bei der der Reduktion und Dedifferenzierung folgenden Neudifferenzierung den neuen Aufbau (SPEK, 1927). Bei der Regeneration der Amphibien kommt eine Zuwanderung von Regenerationszellen aus dem Körper nicht in Frage: wird einer diploiden *Triton*-Larve ein haploider Arm implantiert und innerhalb des Stumpfes amputiert, so ist das entstehende Regenerat haploid wie der Stumpf und nicht diploid wie der Körper; primitive, indifferente Mesenchymzellen stellen hier das hauptsächliche Regenerationsmaterial dar (HELLMICH, 1930). Zu diesen indifferenten Zellen, denen die Hauptleistung bei der Regeneration zufällt, kommen, wie angedeutet, bereits differenzierte oder determinierte Zellen hinzu, welche (wie z. B. bei Hydren und Planarien) bei der Wiederherstellung Verwendung finden oder (wie bei der Amphibienextremität) durch Sprossung zum Regenerationsergebnis beitragen. Nach VOGT (1931) können embryonale Schwanzanlagen (*Triton*) im Gegensatz zu den Larvenschwänzen nicht regeneriert, sondern nur reguliert werden, so daß also die Regenerationsfähigkeit erst sekundär entsteht (vermutlich, weil das embryonale Blastem kein Regenerationsblastem liefern kann).

Als Metaplasie wurde der Vorgang bezeichnet, daß voll ausdifferenziertes Zellmaterial seine Differenzierung verliert, embryonal wird und eine neue Differenzierung eingeht. Das Musterbeispiel der Metaplasie ist bekanntlich die WOLFFsche Regeneration der (normalerweise von der Epidermis abstammenden) Augenlinse der Tritonen aus der (vom Gehirn abstammenden) Iris. Die Iris kann Material sowohl zur Bildung der Linse wie der Retina liefern; auch das Tapetum nigrum liefert Material zur Retinaregeneration (WACHS, 1920). Das Metaplasieproblem bedarf wohl, wie schon angemerkt, einer gründlichen Neuuntersuchung. Eine tatsächliche Umwandlung einer Zellsorte in eine andere ist bei verwandten Gewebsformen (z. B. Blut- und Bindegewebszellen, MAXIMOW) durch in vitro-Kulturen festgestellt. Hier handelt es sich wohl um den Übergang von einer „reversiblen" Differenzierungsart (vgl. oben S. 303f.) zu einer anderen innerhalb einer Gewebsklasse. Eine andere Frage ist jedoch, ob einmal in einer bestimmten Richtung differenzierte Zellen nach Entdifferenzierung einer neuerlichen Determination in der Richtung auf eine andere Gewebsklasse zugänglich sind. Neben der oben ausgeführten Unterscheidung von „permanenten" und „reversiblen" Differenzierungen dürfte hier wohl noch

eine andere von Bedeutung sein: ob nämlich die eingetretenen Differenzierungen — wie bei den metaplastischen Bildungen des Bindegewebes und seiner Abkömmlinge und bei den ergastischen der Pflanzenzelle — sozusagen nur die äußere Schale der betreffenden Zelle betreffen, oder ob sie Umwandlungen des eigentlichen Zelleibes darstellen; im letzteren Fall ist wohl eine „Umdifferenzierung" nicht zu erwarten. Vielleicht lassen sich von hier aus die botanischen Beispiele der Metaplasie erschließen, wie etwa die Regeneration einer ganzen Begonie aus einem Blattfragment und vor allem die Gallbildungen, in denen anscheinend voll „ausdifferenzierte" Zellen noch ganz andersartige produzieren können. So kommt Küster (1926) durch die Betrachtung der Cynipidengallen zu dem Schluß, daß jede Zellsorte der Pflanze jede andere erzeugen kann und keinerlei Spezietät den Gewebeschichten und -arten eines Pflanzenorgans eigen ist.

Wir kommen zu den Fragen der Determination: es liegt zunächst in der Natur der Segregation in selbständige Entwicklungssysteme, daß bei der Regeneration die Qualität des Regenerats stets vom Organrest, nicht vom Gesamtkörper abhängig ist. Wird bei Salamanderlarven ein Vorderbein an die Stelle seines Hinterbeins verpflanzt und dann innerhalb des Transplantats amputiert, so bildet das Regenerat ein Vorderbein; umgekehrt verhält sich ein Hinterbein, das in die Gegend der Schulter verpflanzt wurde. Bei verdrehter Einheilung entwickeln sich die Regenerate in der gleichen Richtung wie der Stumpf, stehen also zum Gesamtkörper verdreht (Weiss, 1924). Eben dasselbe zeigt Guyénots Lehre von den Regenerationsterritorien: das Tier soll mosaikartig in verschiedene Regionen zerfallen, die spezifische Regenerationsfähigkeiten besitzen (Zusammenfassung 1927). Die Existenz solcher Regenerationsterritorien wird auf dreifache Weise aufgezeigt: 1. durch Ausbleiben jeglicher Regeneration nach totaler Zerstörung des betreffenden Gebietes; 2. durch spezifische Regenerationsleistungen des Gebietes gegenüber dem (bloß auslösenden) Reize eines beliebigen, zugeleiteten Nerven; 3. durch spezifische Regenerationsleistungen eines Fragments des betreffenden Gebietes nach Transplantation in andere Körperstellen. So entfällt z. B. bei vollständiger transversaler Abtrennung der Schnauzenspitze die Regeneration und bloße Überhäutung tritt ein, wobei durch besondere Versuchsanordnung gezeigt wird, daß das Ergebnis nicht auf der Anwesenheit oder dem Fehlen der Nerven beruht (Valette, 1929). Ähnlich regeneriert die Pfote nur, wenn basale Teile von ihr stehen bleiben (Guyénot und Schotté, 1926), der Schwanz nicht nach Totalexstirpation (Schotté, 1926).

Auch in der Regeneration finden wir die fortschreitende Determination. In einem bestimmten Stadium ist das Blastem noch nicht determiniert; Regenerationsblastem vom Molchschwanz, in die Nähe der Beine verpflanzt, vermag dort Extremität zu bilden (Weiss, 1927a); nach diesem Zeitpunkt aber erweist es sich bereits auf eine bestimmte Entwicklungsrichtung festgelegt und entwickelt sich herkunftsgemäß. Das gilt nicht nur für die Regeneration des Amphibienbeines, sondern ganz ähnlich auch z. B. für die Regenerationsknospen der Planarien (Goetsch, 1929). Die Determination des Regenerats erfolgt nicht „Teil für Teil", sondern als

Ganzes, wie die schon erwähnte Neubildung von Knochen im Regenerat einer skelettfreien Extremität und besonders die „Ganzregenerate aus halbem Extremitätenquerschnitt" (Weiss, 1927) beweisen.

Das Regenerationsblastem erweist sich weiter als ein äquipotentielles System: aus gespaltenen, aus zwei verschmolzenen Regenerationsblastemen entsteht (bei Berücksichtigung der Achsen) eine einheitliche Extremität. Niedere Tiere bilden, vergleichbar den Regulationskeimen, den ontogenetischen und regenerativen Organanlagen, sozusagen nur ein einziges „Territorium", das unter Berücksichtigung der Polarität und mit dieser verkoppelter „Organisatoren" nach beliebiger Teilung, Abspaltung und Verschmelzung ein Ganzes liefert. Der letztere Fall bedeutet die merkwürdige „Re-Integration", die Tendenz zur Erzeugung eines einheitlichen Individuums, wie sie bei experimentellen Doppelbildungen von Planarien (Steinmann, 1928) und Hydren (Goetsch, 1925; Issajew, 1926) sich geltend macht.

Eine für die Regeneration eigentümliche Erscheinung ist es, daß der Stumpf immer nur distal von ihm gelegene Teile, nicht aber proximale zu organisieren vermag. Wird ein Organfragment, z. B. ein Stück Extremität, umgekehrt eingepflanzt, also so, daß die proximale Seite nach außen liegt, so bildet sich das Spiegelbild des eingepflanzten Stückes im Regenerat aus. Dieselbe Erscheinung liegt vor bei den polaren Heteromorphosen von Hydren und Planarien, in denen kleine Fragmente des Vorderendes auch nach hinten einen Kopf, des Hinterendes auch nach vorn einen Schwanz regenerieren. Die einfachste Deutung der polaren Heteromorphose wird wohl die Annahme einer quantitativen Polarisierung sein, so daß in nächster Nähe des Kopfes (resp. Schwanzes) die „Kopf-" (resp. „Schwanz-") Reaktion bei weitem den Vorsprung hat, während in der Mittelzone beide Reaktionen herlaufen und bei Vorhandensein der Dominanzregion des Kopfes die „Schwanz-", bei dem das niedere Ende des Gradienten darstellenden Schwanze aber infolge der durch die Verletzung gesetzten, hohen Aktivität die „Kopfreaktion" siegt. Auch die homöotische Regeneration erklärt sich wohl am einfachsten durch die Annahme des „Wettlaufs der Potenzen" (Przibram): während beim Stehenlassen eines bedeutenden Teiles des regenerationsfähigen Organs (z. B. des Mantidenfühlers) wieder die „Fühlerreaktion" bei weitem den Vorsprung hat, so wird — wenn nur ein unbedeutender Organrest stehen blieb — eine andere, im betreffenden Gebiet gleichfalls ablaufende Reaktion die typische überflügeln können — und es kommt z. B. zur Ausbildung eines Beines an Stelle des Fühlers.

Das Gesagte betrifft die Segregation und Differenzierung in der Regeneration. Es bleiben noch die beiden anderen Teilprozesse zu betrachten, die in der Regeneration meist innig verkoppelte Zellverschiebung und gerichtete Zellvermehrung. Diese morphogenetischen Wirkungen erscheinen in der Regeneration besonders augenfällig; denn in ihr haben wir nicht, wie in der Ontogenese, ein von Anfang an geordnetes Material, sondern zuerst eine ungeordnete Anhäufung von Zellmaterial, in die erst allmählich Ordnung kommt. Besonders deutlich wird die Gestaltung bei

durch ein Sieb gepreßten und dadurch in die Einzelzellen dissoziierten Schwämmen und Hydren, die sich zu einem neuen Organismus zusammenschließen. Aber auch bei der Regeneration höherer Organismen dürfte es im Prinzip nicht anders liegen, wo die Umgruppierung der vorhandenen Zellen („Morphallaxis") in die Richtung der wiederherzustellenden Gestalt eine mehr oder minder bedeutende Rolle spielt, und wo undifferenzierte Regenerationszellen zum Regenerationsorte hinzueilen und dort in typische Anordnung gebracht werden.

Durch die Wundsetzung entstehende Nekrohormone dürften wohl bei der Auslösung des Regenerationswachstums eine bedeutende Rolle spielen und die entstehende Proliferation wird als Zentrum stärkster Aktivität (das Vorhandensein der nötigen Realisierungsbedingungen vorausgesetzt) in ähnlicher Weise zu einem „Organisator" werden, wie z. B. bei der heterogenetischen Extremität der Induktion. Daß möglicherweise bei der Regeneration durch die Resorptionsprozesse auftretende mitogenetische Strahlungen und die Wiederherstellung eines biodynamischen Gleichgewichts (Przibram) zur Erklärung der Formbildung herangezogen werden können, wurde bereits im Wachstumskapitel besprochen. Am einfachsten liegt das Regenerationsproblem in Zellkulturen, für welche Fischer (1928) die Regulierung des Wachstums durch Hormone und Wiederherstellung eines biodynamischen Gleichgewichtszustandes beschrieben hat.

Wie wunderbar die einzelnen Komponentalprozesse bei der Regeneration zusammenwirken, haben besonders die schönen Planarienuntersuchungen Steinmanns (1926) gezeigt: zunächst Veränderungen der „Nothilfe" (Wundkontraktion, Schleimschicht, Wundverschluß); sodann Ausbildung der Regenerationsknospe durch die starke Vermehrung und das Hinzuwandern der Regenerationszellen; Auflösung, Phagozytose und Resorption des nicht umbildungsfähigen Zellmaterials; regeneratives Wachstum, begleitet von morphallaktischen Vorgängen; Neudifferenzierung, entweder im Anschluß an schon vorhandene Bildungen oder Neuentstehung der Organe unabhängig von den schon vorhandenen Teilen (z. B. des Pharynx ohne Verbindung mit dem Darm, der Augen unabhängig vom Opticus); Anschlußbildungen zur Herstellung einer einheitlichen Organisation; endlich letzte Umgruppierung zur Erreichung der normalen Proportion. Vom ersten Verhalten des verstümmelten Tieres bis zu den letzten Streckungs- und Wachstumsphasen erscheint das Regenerationsgeschehen einem Plan unterstellt, und die „prospektive Analyse" läßt uns die einzelnen Geschehnisse als Wegstrecken zu dem Ziele der Wiederherstellung eines Ganzen erkennen.

Im Prinzip finden wir die Gesetzlichkeit und die Komponentalprozesse der Entwicklung (natürlich unter Ausschluß des Zellteilungswachstums) auch bei den einzelligen Formen vor. Die Organellen der Infusorien werden meist vor dem Teilungsakt eingeschmolzen und in einem echten Differenzierungsprozeß neu gebildet (vgl. z. B. Jennings, 1927, S. 43, 89ff. und Przibram, 1930, S. 2ff.). Gestaltung finden wir innerhalb der einzelligen *Caulerpa* ebensowohl wie in einem vielzelligen Organismus (gerade durch die Gestaltung der Siphoneen wurde Noll seinerzeit zur Aufstellung des Begriffes der „Morphästhesie" geführt). Physikalisch aufgehellt ist die Gestaltung

der Foraminiferenschale durch RHUMBLERS bekannte Analyse auf Grund des Hervorfließens des aufs Doppelte angewachsenen Protoplasmas über die letzte Kammer unter dem Gesetz der konstanten Randwinkel (zur Gestaltung der Einzeller vgl. besonders THOMPSON, 1917). Bei der Erzeugung der komplizierten Gestaltungen der Einzeller (z. B. der Radiolariengehäuse) müssen im Plasma wohl äußerst komplizierte Kraftfelder wirksam sein, deren Vorhandensein im flüssigen Plasma uns jedoch nicht zu erstaunen braucht, da solche ja schon vom physiologischen und physikochemischen Standpunkt anzunehmen sind (vgl. oben S. 244)[1]. Regeneration und Morphallaxis verlaufen bei den Einzellern nach den gleichen Prinzipien wie bei den Vielzellern. Ja selbst das biogenetische Grundgesetz mag man bei Protisten wiederfinden, wenn etwa die *Opalina* ein zweikerniges, protopalinaähnliches Stadium durchläuft (METCALF, 1926). Das zeigt erstens wiederum die Unabhängigkeit der grundlegenden Entwicklungsprinzipien vom zellulären Aufbau und Wachstum, zweitens deren allgemeine Geltung. Es dürfte wohl der Satz berechtigt sein, daß „Entwicklung" ein allgemeines und wesentliches Kennzeichen, eine Elementareigenschaft des Lebens ist.

9. Spätere Entwicklung

Wir haben bis jetzt ausschließlich die primären Vorgänge in der Entwicklung ins Auge gefaßt, in denen die Organisation der Metazoen durch die verschiedenen Komponentalprozesse allererst determiniert wird. Es erübrigt sich nun noch eine kurze Betrachtung der Einflüsse auf die spätere Entwicklung, welche an dem in den Grundzügen errichteten Bauwerk des Organismus in verschiedener Weise bosseln und ändern und von denen die Einflüsse der Hormone, des Nervensystems und der Funktion die wichtigsten sind. Diese Faktoren haben gemeinsam, daß sie die organisatorische Mannigfaltigkeit des Körpers nicht vergrößern. Sie determinieren nicht neue Entwicklungsmöglichkeiten, die ohne sie nicht vorhanden wären, wohl aber beeinflussen sie die Differenzierung bereits zu bestimmten Entwicklungen determinierter Gebiete — sei es, daß ihr Vorhandensein oder Mangel bestimmte Differenzierungs- und Wachstumsprozesse steigert, resp. abschwächt oder verhindert, sei es, daß ihre Wirkung auch die Anordnung der erfolgenden Differenzierungen beeinflußt.

Die Wirkung der Hormone in der Entwicklung wird am besten charakterisiert durch die beiden Grundbeispiele: erstens die (zuerst von GUDERNATSCH nachgewiesene und seither unzählige Untersuchungen beschäftigende) Wirkung der Fütterung mit Säugetier-Schilddrüse auf die Metamorphose der Amphibien, welche dadurch in äußerst beschleunigter Weise abläuft; ja selbst die Metamorphose der Seescheidenlarven (WEISS, 1927) wird durch Thyreoideahormon bedeutend gefördert (während Insekten darauf nicht ansprechen). Das zweite Grundbeispiel ist die Ausgestaltung der Geschlechtsmerkmale der Wirbeltiere unter dem Einfluß der Geschlechtshormone — man denke etwa an die Brunstschwiele der Frösche, das Federkleid der Vögel, das Geweih der Hirsche, die Ausbildung

[1] Über die Gestaltungen der Ein- und Vielzeller vgl. neuestens WOLTERECK, Grundzüge einer allgemeinen Biologie. 1932.

von Samenkanälchen im Eierstock der Zwicke unter dem hormonalen Einfluß des gleichzeitig getragenen männlichen Zwillings. Aus der ungeheuren Fülle von Untersuchungen über die Hormonwirkung (vgl. z. B. Schultze, 1930) kann theoretisch kaum mehr abgelesen werden als diese beiden Beispiele verraten: erstens, die Hormone sind weitgehend artunspezifisch; zweitens, sie verbreiten sich mit dem Blutstrom diffus im Körper; drittens, sie können darum nicht den Ort einer bestimmten Anlage determinieren, sondern sie beeinflussen lediglich die weitere Entwicklung bereits durch den Prozeß der Determination lokalisierter Anlagen, die zu entsprechenden Reaktionen disponiert sind und einen streng umschriebenen Bezirk darstellen. Diese Tatsache ist besonders hübsch bewiesen durch folgenden Versuch: Hautstücke aus der Brunstschwielenregion der Kröte, an andere Körperstellen eingepflanzt, differenzieren sich dennoch Jahr für Jahr zu Schwielen, während umgekehrt in die Schwielenregion eingepflanzte Stücke Körperhaut auf die Hormonwirkung nicht ansprechen (Ponse, 1930). Aus diesen Gründen können wir die Hormone nicht als primäre Faktoren der Determination ansehen; oder, anders gesagt, wenn wir die „determinierenden Stoffe" „Hormone" im weitern Sinn nennen, so sind diese mit den „echten" Hormonen in ihrer Wirkungsweise nicht direkt vergleichbar.

Die zweite Gruppe sekundärer Entwicklungseinflüsse ist im Nervensystem verankert. Wir haben hier erstens das Problem der Abhängigkeit der Differenzierungen im Nervensystem von der Peripherie; zweitens die Abhängigkeit der Differenzierung peripherer Organe vom Nervensystem. Hinsichtlich des ersteren Problems wissen wir (zumal durch die grundlegenden Untersuchungen Detwilers, zusammengefaßt 1927), daß die Ausgestaltung des Nervensystems in weitem Maße von peripheren Einflüssen abhängig ist. Das gilt erstens quantitativ, indem Verkleinerung oder Vergrößerung der zu innervierenden Peripherie (z. B. durch Exstirpation einer Extremität resp. durch Einpflanzung einer überzähligen Extremität) eine parallele Steigerung oder Herabsetzung der Zellenzahl in den Spinalganglien bedingt; zweitens richtend, indem die Nerven von den Organanlagen „angezogen" werden, so daß z. B. nach Dislokation einer Extremitätenanlage die Nerven nach der neuen Ansatzstelle der Extremität hinwachsen („Neurobiotaxis", Cajal). Was umgekehrt den Einfluß des Nervensystems auf die Entwicklung der peripheren Organe anlangt, so ist nachgewiesen (Hamburger, Zusammenfassung 1927), daß ontogenetisch die Ausformung der Extremität auch bei Mangel der normalen Nervenversorgung vor sich geht, daß aber freilich Mangel der Innervation zu Atrophie führt. Für die Regeneration der Amphibienextremität hingegen ist Vorhandensein der sympathischen Innervation Voraussetzung (Schotté), wobei allerdings eine spezifische Determination der Qualität der Regenerate durch den Nerven nicht statthat: das Regenerat kann sich über einem beliebig zugeleiteten Nerven ausbilden, wie andererseits Verlagerung eines Nerven in andere „Regenerationsterritorien" die den letzteren entsprechenden Regenerationsleistungen auslöst (vgl. oben Guyénot und Schotté). In allen diesen Fällen handelt es sich also um quantitative

Abhängigkeiten der Differenzierung resp. irgendwelche stimulierende Einflüsse, nicht um determinierende Wirkungsweisen.

Das Interesse an der Ausgestaltung des Organismus durch die Funktion, an der „funktionellen Anpassung" ist heute — wohl durch das Zurückdrängen lamarckistischer Auffassungen — sehr zurückgegangen, und die Zahl gesicherter, moderner Experimentalergebnisse darum äußerst gering; damit ist aber keineswegs gesagt, daß die hier gelegenen Probleme irgendwie gelöst wären.

Schon das einfachste der hier vorliegenden Probleme, die bloß quantitative Wirkung der Funktion in Atrophie und Hypertrophie (samt kompensatorischer Hypertrophie) scheint keineswegs geklärt. Wir sind kaum über Rouxs Aufstellung hinaus, daß die Zellen durch Ausübung ihrer Funktion zu Wachstum und Teilung veranlaßt werden. Das ist aber erstens keineswegs eine kausale oder gar „mechanische" (Roux) Erklärung dieses Geschehens, sondern vielmehr die Ableitung einer zweckmäßigen Verhaltungsweise aus einer anderen; und zweitens ist Rouxs Voraussetzung gerade im Lichte neuerer Ergebnisse nicht ganz klar; denn manche Ergebnisse scheinen geradezu auf einen Antagonismus zwischen Funktion und Zellteilungstätigkeit hinzuweisen.

Die experimentellen Befunde sind sehr kümmerlich. Auch das bekannte Musterbeispiel funktioneller Anpassung: daß Fleischnahrung einen kurzen, Pflanzennahrung einen langen Darm bedingt (Babák, Froschlarven) ist nach neueren Versuchen (Wetzel, 1928, Ratte) fraglich.

Ebenso ungeklärt ist das Problem der mechanischen Struktur. Wir brauchen wohl nicht im einzelnen die wunderbare Zweckmäßigkeit des Aufbaues der statischen Konstruktion zu schildern: es ist allbekannt, daß der Aufbau der Knochenspongiosa den Drucklinien in vollkommener Weise entspricht, und daß ebenso die pflanzlichen mechanischen Gewebe genau nach den Prinzipien der Statik aufgebaut sind, wie sie auch der Ingenieur bei seinen Konstruktionen anwendet, so daß also mit einem Minimum an Material ein Maximum an mechanischer Leistungsfähigkeit erzielt wird.

Selbstverständlich ist mit der Kenntnis des Aufbaues nach den mechanischen Prinzipien über die Ursachen des Zustandekommens dieser Strukturen noch gar nichts gesagt. Die mechanischen Strukturen der Knochenspongiosa werden ja embryonal bereits vor dem Eintritt der Funktion aufgebaut — wenngleich sie durch spätere Eingriffe (z. B. Knochenbruch und Verheilung) umgewandelt werden mögen. Eben durch den Fortfall lamarckistischer Erklärungen erscheint diese Ausgestaltung der „zweckmäßigen" Strukturen vor der Funktion und „für" die künftige Funktion (was natürlich nicht nur für die Struktur des Knochens, sondern ebenso für jedes beliebige Organ gilt) ein um so tieferes und unheimlicheres Rätsel, das man bei der Freude am Studium der kausalen Zusammenhänge des Entwicklungsgeschehens nahezu völlig aus den Augen verloren hat. Daß gerade in der mikroskopischen Größenordnung der „Zweckmäßigkeit" die Erklärung durch zufällige Entstehung und Selektion — mag man ihr selbst für makroskopische Strukturen zustimmen — völlig widersinnig ist, sollte klar sein.

Durch die Versuche von Weiss ist ein erster Weg gewiesen, auf welchem gezeigt wird, wie die Spannung auf die Organisierung des Zellwachstums wirkt — nämlich wahrscheinlich auf dem Wege einer gerichteten Mizellbildung der Grundsubstanz. Die Vermutung liegt nahe, daß dieser Vorgang auch für die ontogenetische Bildung und die funktionelle Anpassung der mechanischen Systeme gilt.

Seit Schwedener hat man sich über die Ingenieurkunst der Pflanze entzückt. Neuere Forschungen haben freilich einige Modifikationen seiner Auffassung notwendig gemacht (über das „baumechanische Modell der Pflanze" vgl. Rasdorsky, 1929). Wenn man sich über die „Schlankheit" der pflanzlichen Bauten, etwa eines Grashalms, gegenüber der „Plumpheit" der menschlichen Turmkonstruktionen wunderte, so ist dabei zu beachten, daß nach den statischen Prinzipien ein Körper, gleichen Sicherheitsgrad vorausgesetzt, um so „plumper" sein muß, je länger er wird, so daß also die große Schlankheit des Grashalmes durch seine geringe Höhe möglich ist. Besser als mit den Eisenbrücken mit ihren I-Trägern (Schwendener) ist das baumechanische Modell der Pflanzen mit Verbundbauten, z. B. Eisenbetonbauten, zu vergleichen.

Die Versuchsergebnisse, ob die Pflanze auf mechanische Beanspruchungen mit „funktioneller Anpassung", d. h. mit entsprechender Verstärkung der mechanischen Gewebe antwortet, sind äußerst divergierend. Hinsichtlich der Zugbeanspruchung des Stammes, der Wurzel und des Fruchttriebes sind die Ergebnisse widersprechend; bei der anatomischen Umbildung der Ranke, die eine Stütze umfaßt haben, scheint die Hauptrolle der Kontaktreiz zu spielen, während die Rolle der Zugspannung unklar ist. Die Beanspruchung auf Knickfestigkeit bleibt ohne Einfluß auf den Bau der Pflanze. Nur die Beanspruchung auf Biegungsfestigkeit (durch Belastung horizontaler Pflanzenteile) scheint sicher anatomische Veränderungen direkt zu bewirken (Sammelreferat: Schwarz, 1930; vgl. aber Rasdorsky, 1930).

Es wäre zu wünschen, daß den Problemen der funktionellen Anpassung in Zukunft wieder größeres, experimentelles und theoretisches Interesse zugewendet wird. Zu einer Theorie dieser Erscheinungen wird vielleicht der schon oben (S. 117) erwähnte Gesichtspunkt sich als nützlich erweisen, daß der Organismus nach dem Prinzip von le Chatelier auf ihn treffende Störungen mit Reaktionen antwortet, welche diesen Störungen einen gleichwertigen Widerstand entgegensetzen.

10. Die Theorien

Nachdem wir die experimentellen Ergebnisse der Erforschung der Entwicklungserscheinungen überblickt haben, wollen wir uns kurz Rechenschaft über die zahlreichen, hier erwachsenen Theorien ablegen. Da wir diese an verschiedenen anderen Stellen (1928, 1930, 1932) sehr eingehend dargestellt und behandelt haben, so glauben wir, uns hier mit einer kurzen Übersicht begnügen zu dürfen.

Die erste der neuzeitlichen Hypothesen ist die Weismann-Rouxsche Maschinentheorie. Es wurde angenommen, daß im Eikern Anlagen oder „Determinanten" für jedes einzelne Organ des Körpers enthalten seien; die Differenzierung der Gewebe und Organe vollzieht sich dadurch, daß die Gesamtheit dieser Anlagen, das Idioplasma, sich im Laufe des Entwicklungsprozesses in die einzelnen Anlagen zerlegt, indem diese durch die erbungleiche Kernteilung auf die Abkömmlinge der Zelle verteilt werden, so daß schließlich in jeder Zelle nur noch eine einzige Art von Determinanten übrigbleibt, welche ihr ihren Charakter verleiht. Die Maschinentheorie ist durch die gesamten Ergebnisse der neueren Entwicklungsphysiologie widerlegt. Denn diese zeigen, daß die Leistungen der Zellen bei Regulation, Transplantation, Regeneration (Heteromorphose, Metaplasie, Superregeneration u.s.f.) weit über das hinausgehen, was sie im gewöhnlichen Entwicklungsverlaufe zu leisten haben, daß also auch durch eine mehr oder minder lange Folge von Generationen von der Eizelle sich herleitende Embryonal- und Gewebszellen in ihren „Anlagen" nicht verkürzt sein können und daß die Bestimmung des Schicksals der Zellen nicht durch die Ausfaltung eines präformierten Mosaiks auf dem Wege der erbungleichen Teilung erfolgt, sondern vielmehr durch die Beziehungen, in denen eine bestimmte Zellgruppe zu anderen und letzthin zum Gesamtorganismus steht.

Als Reaktion auf die Maschinentheorie ist der Driesch'sche Vitalismus aufzufassen, dessen erster und wichtigster Beweis von den Regulationskeimen ausging. Man könnte — meinte Driesch — die Entwicklung recht wohl auf Grund einer Maschinenstruktur erklären, wenn es nur normale Entwicklung gäbe, und wenn die Entnahme von Teilen zu fragmentarischer Entwicklung führen würde. Aus den äquipotentiellen Systemen (als welche Driesch z. B. den Seeigelkeim, die sich umdifferenzierenden Clavellinen u.s.f. ansprach) geht aber ein Ganzes hervor — gleichgültig, wieviel dem System entnommen wurde und in welcher Richtung und Lage es geschah. Das ist aber auf der Grundlage einer Maschine unmöglich; denn eine Maschine, die nach den drei Hauptrichtungen des Raumes verschieden ausgebildet ist, kann nicht dieselbe bleiben, wenn man ihr Teile nimmt, oder wenn man ihre Teile verlagert. Was jeder Keimteil bei der Regulationsentwicklung leistet, ist nach Driesch abhängig von dem in Zukunft zu erreichenden Ganzen, es wirkt hier nach ihm ein Faktor, der „das Ziel in sich trägt", ein vitalistisches Agens, die Entelechie.

Der grundlegende Irrtum des Vitalismus lag darin, daß er — wie es freilich in der Zeit begründet war — „Maschinentheorie" oder „Vitalismus" als eine Alternative betrachtete. Es ist vollkommen richtig, daß die Entwicklung der Regulationskeime die Maschinentheorie widerlegt; damit ist aber noch lange nicht jede mögliche, physikochemische Erklärung ausgeschaltet. Jedenfalls lassen sich verschiedene Momente angeben, welche die vitalistische Deutung als unwahrscheinlich und überflüssig erscheinen lassen. Immer mehr gelingt es, das komplexe und frappierende Phänomen der Entwicklung in Komponentalprozesse aufzulösen, in deren Analyse

wir nirgendswo zu Wirkungsweisen kommen, welche denjenigen materieller Systeme prinzipiell fremd sind. Das als Vitalismusbeweis betrachtete Regulationsphänomen zwingt uns keinesfalls zur Annahme, daß hier über die dem materiellen System immanenten Kräfte hinausgehende Prinzipien wirksam seien; vielmehr finden wir das Regulationsergebnis durchwegs von den materiellen und energetischen Ausgangsbedingungen abhängig. Das hat vor allem SCHAXEL (1915) in einer eingehenden Analyse gezeigt; wir haben gleichfalls oben gesehen, daß das Regulationsergebnis z. B. bei den Seeigelkeimen (HÖRSTADIUS) in durchaus gesetzmäßiger Weise von den Bedingungen des Anfangsstadiums abhängt. Wenn aber der Verlauf der regulatorischen so gut wie der der atypischen Entwicklung als abhängig von den Anfangsbedingungen angesehen werden kann, so wird der Naturforscher nicht überflüssigerweise einen Faktor in sein Weltbild einführen, der dieses von Grund auf zerstört. Der tiefste Einwand gegen den Vitalismus besteht darin, daß er eigentlich genau so eine summative Auffassung darstellt wie die Maschinentheorie. Nach DRIESCH ist es ein fundamentaler Charakterzug der Entwicklung, daß sie „in getrennten Reihen" verläuft (1928, S. 86); der äquipotentielle Keim vor einsetzender Formbildung ist für ihn eine Summe, aus der sich erst eine Ganzheit bildet (S. 100). Eben weil DRIESCH keine eigentlich organische Ganzheit im Sinne einer Beziehung innerhalb des Zellsystems kennt, ist er genötigt, zur Erklärung der Regulation und der „Erhöhung der Mannigfaltigkeit" in der Entwicklung ein übermaterielles Agens, die Entelechie, anzunehmen. Sobald wir aber den Keim als ein einheitliches System betrachten, sind wir keineswegs gezwungen, einen solchen Faktor einzuführen.

Es ist darum der gemeinsame Grundzug aller neueren Hypothesen, daß sie die Ganzheitlichkeit der Entwicklung an das einheitliche materiell-energetische System gebunden sein lassen. Die versuchten Deutungen gehen freilich stark auseinander.

GOLDSCHMIDTS „physiologische Vererbungstheorie" (1927) stellt einen umfassenden Versuch einer chemischen Entwicklungstheorie dar. Sie geht aus von der Vererbungslehre, u. zw. im besonderen von den Verhältnissen bei der Geschlechtsbestimmung. Durch die Kreuzung europäischer und japanischer Rassen des Schwammspinners erhielt GOLDSCHMIDT sexuelle Zwischenstufen; ihr Zustandekommen wurde dahin erklärt, daß die Dosierung der Geschlechtsgene bei den verschiedenen Rassen nicht zusammenpaßt. Im Männchen wie im Weibchen sind Gene für beide Geschlechter vorhanden; passen die Gene bei normaler Paarung innerhalb einer Rasse quantitativ zusammen, so wird die immer vorhandene, gegengeschlechtliche Reaktion überflügelt und wir bekommen normale Männchen und Weibchen. Steht aber die Quantität der Gene bei der Kreuzung einer „schwachen" und einer „starken" Rasse nicht im richtigen Verhältnis, bringen wir etwa den Weiblichkeitsfaktor einer „schwachen" Rasse mit dem Männlichkeitsfaktor einer „starken" Rasse zusammen, so bekommen wir wohl ein genetisches Weibchen; aber von einem „Drehpunkt" an vermag der starke, männliche Faktor die Oberhand

zu gewinnen und es entwickelt sich von hier aus ein Intersex. Wenn wir nach der Natur der Gene fragen, so sind die Tatsachen die, daß sie in unendlich kleiner Menge eine außerordentlich starke Wirkung ausüben müssen, daß sie zweitens ihre Menge nach jeder Zellteilung mehr oder weniger wiederherstellen und daß drittens die Quantität eines Gens der Geschwindigkeit einer bestimmten Reaktion proportional ist. Diese Tatsachen würden zu der Annahme passen, daß die Gene von der Natur eines Katalysators, speziell eines Autokatalysators sind. Aus der Tätigkeit der Gene gehen jene Stoffe hervor, welche die Entwicklung bestimmen; sie werden dem Begriff der Hormone untergeordnet. Die Ergebnisse bei der Geschlechtsbestimmung werden nun von GOLDSCHMIDT auf das Entwicklungsgeschehen im allgemeinen übertragen, das in eine Reihe von durch die Gene katalysierten Kettenreaktionen aufgelöst wird. Wir haben als Ausgangspunkt das Ei gegeben, das — teils schon von seiner Beziehung zum mütterlichen Organismus her, teils durch eine erste von den Genen ausgehende Reaktion — seine „primäre Chemodifferenzierung" erfährt, welche durch das Auftreten der „organbildenden Stoffe" gekennzeichnet ist. Diese werden lokalisiert, infolge eines „Schichtungsvorganges" auf Grund der physiko-chemischen Bedingungen des Systems, indem sich ein Gleichgewichtszustand herstellt. Mosaik- und Regulationseier unterscheiden sich dadurch, daß bei den ersteren diese Lokalisation der organbildenden Stoffe schon vor, bei den Regulationseiern erst während der Furchung erfolgt. Da der Keim bis zum Abschluß der primären Chemodifferenzierung ein einheitliches, physiko-chemisches System ist (auch wenn schon eine Unterteilung in Zellen erfolgte), so stellt sich bei beliebigen Störungen der Gleichgewichtszustand wieder her, was die Regulation ohne Zuhilfenahme einer mythischen Entelechie erklärt. Mit den organbildenden Substanzen reagieren später (etwa mit der Gastrulation) wieder andere, auf sie eingestellte Genkatalysatoren und rufen nun die Organbildung hervor. In jedem Organ ergibt sich dasselbe Spiel der Bildung und Lokalisierung organbildender Stoffe u.s.f. Auf diese Weise vermag eine relativ geringfügige Anzahl von Genkatalysatoren und von organbildenden Stoffen durch verschiedene Kombination eine unendliche Vielheit von Reaktionen und damit von Entwicklungsprozessen zu veranlassen. Die richtige quantitative Dosierung der Gene bedingt, daß die einzelnen Reaktionen und die dadurch gebildeten organbildenden Stoffe am richtigen Orte und in der richtigen Reihenfolge, nach dem „Prinzip der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten", auftreten.

GOLDSCHMIDTS Theorie besitzt das Verdienst, eine Verbindung zwischen Genetik und Embryologie hergestellt zu haben. Wir haben uns hier nur mit ihrer entwicklungsphysiologischen Seite auseinanderzusetzen. Schon oben wurde die Auffassung der Segregation als „Chemodifferenzierung" als wahrscheinlich bezeichnet; vor allem dürfte das „Prinzip der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten" eine sehr beachtenswerte und weithin verwendbare Gesetzlichkeit bedeuten, wie wir ja schon zu ähnlichen Auffassungen an zahlreichen Stellen — z. B. bei der Organisatorwirkung, der Polarität und Symmetrie, der Heteromorphose und

Homöosis — geführt wurden. Gleichwohl sind an GOLDSCHMIDTS Theorie einige Kommentare zu knüpfen.

Erstens ist die Annahme, daß die Segregation und Determination durch formative Stoffe bedingt sei, noch nicht eine Erklärung, sondern eher sozusagen eine Anweisung auf eine spätere Erklärung, und bei weiterem Verfolg müssen immer neue Hilfshypothesen eingeführt werden. Es handle sich z. B. darum, die HARRISONschen Ergebnisse zu erklären, in denen verpflanzte Extremitätenknospen dem Orte ihrer Einpflanzung, nicht ihrer Herkunft gemäß, zu rechten oder linken Beinen werden. GOLDSCHMIDT führt dazu folgende Hilfsannahmen ein: erstens die Annahme organbildender Stoffe in der Knospe überhaupt; zweitens das Schichtungsphänomen, das die Lokalisation dieser Stoffe in der Knospe bewirkt; drittens eine determinierende Wirkung des Ganzen auf die Knospe; viertens ein dorsoventral verlaufender Determinationsstrom, in Gestalt eines formativen Stoffes, der die dorsoventrale Determinierung bewirkt; fünftens ein solcher, der dasselbe für die Vorn-Hintenrichtung besorgt. Von allen diesen Stoffen und Prozessen wissen wir nichts.

Zweitens aber ist — wie wir schon bei der Segregation zu betonen Gelegenheit hatten — die vitale Organisation durch die chemische Theorie nicht erklärt, vielmehr in ihr schon vorausgesetzt. GOLDSCHMIDTS Theorie muß das Vorhandensein eines unendlich komplizierten, chemischen Kosmos im Keim voraussetzen, in welchem jeder Stoff gerade dann auftritt, wenn er zur Erzeugung eines Organs notwendig ist, unter normalen Bedingungen gerade in der Menge, um einen harmonischen Organismus und keine Mißgeburt zu erzeugen, gerade an dem Orte, wo das betreffende Organ hingehört, und zu der Zeit, wo dieses seine Entwicklung beginnen muß, um beim Abschluß der Ontogenese seinen Platz auszufüllen. Dieser Kosmos im Keim, dieses grundlegende Problem der Ordnung oder Organisation ist natürlich nicht damit erklärt, wenn wir den Keim ein vielphasiges Kolloidsystem nennen. Ebenso wird eine chemische Reaktion zwischen „Genenzymen" und „organbildenden Stoffen" immer wieder nur chemisch charakterisierte Körper liefern, aber nicht organisierte Gebilde, wie sie die Entwicklung produziert.

Gerade der Vergleich der „determinierenden Stoffe" mit „Hormonen" zeigt die Schwierigkeiten allzu einfacher, chemischer Vorstellungen. Der Gegensatz beider besteht zunächst darin, daß die Hormone nicht den Ort einer bestimmten Bildung determinieren, wie wir es von der Segregation fordern müssen; sie kontrollieren nur die Differenzierung bereits determinierter Anlagen (vgl. S. 318). Selbstverständlich kann ein Hormon — das Geschlechts- oder Schilddrüsenhormon — nicht beim Zusammentreffen mit einem anderen, ebenfalls nur chemisch definierten Körper Brüste oder Vorderbeine des sich metamorphosierenden Fröschchens kristallisieren lassen; es wirkt nur auf die Differenzierung schon vorhandener Organanlagen. Eine „Organanlage" ist aber mehr als eine bloß chemisch definierte „Substanz".

Schließlich ist zu betonen, daß die „Chemodifferenzierung" (abgesehen von dem eben erwähnten Moment der Organisation) eine Er-

klärung gewährt nur für einen Teil der Entwicklungsvorgänge, nämlich Segregation und Differenzierung; außerdem haben wir aber die gestaltenden Vorgänge, für welche eine chemische Deutung nicht in Betracht kommt. Wir können hier etwa das von GURWITSCH zu einem anderen Zwecke angezogene Beispiel der Pilzhüte anführen. Ein solcher Pilzhut besteht aus einem im Umkreis der Hutform regellos wachsenden Material, dem Geflecht der Pilzfäden — wir finden hier überhaupt keine Chemodifferenzierung, keine Scheidung „organbildender Stoffe", keine ungleiche Verteilung von Determinierungssubstanzen, die nach der chemischen Theorie die Grundlage aller Formbildung sein müßten, sondern ein ganz homogenes, primär ungeordnetes Material, das dennoch eine bestimmte Gestaltung anstrebt. Etwas Ähnliches gilt aber auch in weitem Maße für die Entstehung der Organe, für die regenerative Morphallaxis u.s.f. Chemisch homogenes Material — Muskel-, Knochenzellen — errichtet ein formal unendlich kompliziertes Gebilde. Der Unterschied zwischen einem Femur und einem Humerus liegt nicht auf chemischer Seite, sondern rein in der Gestaltung eines gleichartigen Materials; das zeigt, daß die Determination in dieser oder jener Richtung kaum nur chemisch verstanden werden kann.

Einige weitere Theorien können wir kürzer behandeln. Der Ausgangspunkt der Kristallanalogie der Entwicklung, die besonders von PRZIBRAM (z. B. 1926) ausgebaut wurde, ist, daß wir jene Ganzheit und Regenerationsfähigkeit, welche den Organismen zukommt, in einfacherer Form schon in den Kristallen antreffen. Freilich bleibt der Vergleich des Organismus mit dem Kristall eine bloße Analogie. Daß etwa zwischen der sich in Wechselwirkung mit der Nährlösung vollziehenden Regeneration eines Alaunkristalles mit abgebrochenen Ecken und der aus den im Organismus selbst gelegenen „Fähigkeiten" erfolgenden Regeneration eines Eidechsenschwanzes, zwischen der Umformung von den aus einer einzigen Substanz bestehenden Bruchstücken eines Hämoglobinkristalles und der Umdifferenzierung eines aus den verschiedensten Geweben bestehenden Planarienstückes zum Ganzen hinsichtlich der hier waltenden Kräfte und Gesetzlichkeit keine Ähnlichkeit besteht, ist selbstverständlich.

Die Gestalttheorie hat gezeigt, daß „Regulation" nicht ein Privileg organischer Keime, sondern eine allgemeine Eigenschaft physikalischer Systeme ist. In einer neueren Untersuchung (1927) hat KÖHLER versucht, die allgemeinen physikalischen Bedingungen für Regulation anzugeben. Wir können auf die früheren Ausführungen (S. 91f.) verweisen.

Wir sehen, daß eine physiko-chemische Theorie des Entwicklungsgeschehens im allgemeinen und des (durch Zellverschiebungen und gerichtetes Wachstum sich vollziehenden) morphogenetischen Geschehens im besonderen mindest gegenwärtig nicht durchführbar erscheint. Wir wollen nunmehr die Theorien prüfen, die mit spezifisch biologischen Voraussetzungen eine Erklärung anstreben.

Der wichtigste Versuch in dieser Hinsicht ist die Feldtheorie von A. GURWITSCH, die neuerdings (1930) von ihrem Autor in umfassender Form dargestellt wurde, so daß wir nur einige Hauptmomente herausheben. GURWITSCHS Ausgangspunkt ist der Satz, daß die irreversiblen

Vorgänge im Organismus nicht in eindeutiger Weise mit der materiellen Konstellation des betreffenden Substrats verbunden, wenn auch an dieselbe geknüpft sind. Er begründet diesen Satz erstens experimentell auf das Regulationsvermögen, wenn z. B. in „nicht-differenzierten Substraten" auch bei Zerstörung der Strukturen durch Zentrifugierung u.s.f. reguläre Entwicklung eintritt, zweitens analytisch, indem „die Beziehungen des Umfaßten zum Umfassenden vorwiegend den Charakter der Normierung tragen". Der letztere Satz will besagen: bei einem biologischen Geschehen können entweder alle dasselbe bestimmenden Faktoren miteinander verknüpft sein: in diesem Fall können wir von einer „Determinierung" des Ablaufes sprechen. Oder aber, es ist ein von den übrigen unabhängiger Faktor darunter, dessen Zusammentreffen mit den anderen den Charakter der Zufälligkeit hat; das ist der Fall der „Normierung". Finden wir z. B. in einem wachsenden Gebilde eine genau symmetrische Verteilung der Mitosen rechts und links von der Medianebene, so wäre zu schließen, daß die endogenen Zellteilungs- („Bereitschafts-") Faktoren ebenso wie der äußere Faktor (das mitogene „Feld") auf die Keimachse bezogen sind — wir hätten eine „Determinierung" des Geschehens. Sind jedoch beide Faktoren zueinander „zufällig", so wird die Verteilung der Mitosen rechts und links nur durch die Gesetze der Wahrscheinlichkeit bestimmt, d. h. die Durchschnittszahl der Mitosen gleich, aber ihre Anordnung gesetzlos sein — das Geschehen wäre „normiert". Einen ebensolchen Charakter der „Normierung" und nicht einer strengen „Determination" tragen die meisten frühembryonalen Vorgänge; z. B. die Anordnung der Mesenchymzellen bei der Bildung eines Knorpels trägt zunächst den Charakter einer ganz diffusen, sich erst allmählich scharf abgrenzenden Zellanhäufung. Ist, wie Gurwitsch annimmt, die Bewegung der einzelnen Zellen die Resultante aus der Wirkung eines exogenen Faktors („Feld") und der endogenen („Bereitschafts-") Faktoren, so wäre dies Verhalten dahin zu charakterisieren, daß jede Zelle an sich amöboide Beweglichkeit nach beliebiger Richtung hat, daß jedoch durch den exogenen Faktor (Feld) eine Bevorzugung einer bestimmten Bewegungsrichtung gesetzt wird. Der Feldfaktor wird als eine dem Organismus inhärente Invariante aufgefaßt; die Aufgabe ist, daß der phänomenologisch gegebenen, räumlich-zeitlichen Kompliziertheit der „Lebenslinie" (d. h. der in der Entwicklung gegebenen Kinematik) ein Bild substituiert wird, das räumlich und zeitlich einfacher und übersichtlicher ist.

Die Brauchbarkeit dieser Forderung versuchten Gurwitsch und seine Schüler an verschiedenen Objekten darzulegen. Sie unterscheiden erstens „morphotrope" Felder, welche die Wachstumsrichtung bestimmen. Die Köpfchen der Kamille besitzen paraboloidische Gestalt, die im Laufe der Entwicklung immer vollständig verwirklicht wird. Dieser Prozeß wird durch die Konstruktion eines Feldes verständlich gemacht, das die Lage der Blütenspitzen etwa in ähnlicher Weise bestimmt, wie das Schwerefeld der Erde diejenige der geotropischen Wurzelspitzen. Das Feldgesetz ist hier gegeben durch die Parabelschale, der jede einzelne Blüte zustrebt. Die Pilzhüte entwickeln sich aus einem regellos wachsenden Myzel; die hier verlaufenden Vorgänge lassen sich dahin beschreiben, daß dem negativ geotropischen Feld (in

welchem die einzelnen Hyphen senkrecht emporwachsen) ein tropisches Feld überlagert ist, wobei das Feld sozusagen eine Barriere für das Spitzenwachstum der regellos wachsenden Hyphen darstellt. Eine zweite Gruppe sind „taktische" Felder, welche die Verschiebungen und Bewegungen embryonaler Zellen beherrschen. Anikin (1929) hat die Feldkonstruktion auf die Gruppierung der Zellen in der Knorpelanlage angewendet. Soweit deren Zellkerne genau axial liegen, haben sie annähernd kreisrunden Querschnitt; die peripher rosettenartig angeordneten nehmen Bohnen- bis Halbmondform an. Um das die Gestaltung der Kerne beherrschende Feldgesetz aufzufinden, macht Anikin folgende Annahmen: die Feldquelle sei annähernd linear in der Zylinderachse gegeben; das Feld sei im Umkreis der Achse isotrop; die Feldvektoren hätten beim Angreifen am Äquator der Zellkerne zentrifugale Verschiebungen der betreffenden Kernpunkte, also Deformation zur Folge. Auf Grund dieser Annahmen konstruierte Anikin die zu erwartenden Deformationen bei verschiedener Entfernung von der Achse, die mit den beobachteten übereinstimmen. Endlich wurde das „Differenzierungsfeld" von L. Gurwitsch (1924) am Beispiel der Histogenese der Netzhaut ausgeführt. Eine Feldkonstruktion der Differenzierung erscheint möglich, in der Weise, daß in dem von einer Feldquelle ausstrahlenden Felde Interferenzen entstehen, deren Knotenpunkte „ausgezeichnete" Punkte der Feldwirkung sind und die Verteilung von Zapfen zwischen den Stäbchen regulieren.

Die Feldtheorie in dem ausgeführten Sinn trägt nach Gurwitsch rein geometrischen Charakter; das Feld wird als kurze und übersichtliche Darstellung der Geometrie der Entwicklungsvorgänge benutzt. Über die physikalische Konfiguration des Feldes wird nichts ausgesagt und in diesem Sinn ist das Feld keine „Hypothese". Das ist wichtig auch hinsichtlich des Problems der „Feldquelle". Im geometrischen Sinn ist diese identisch etwa mit dem Ausgangspunkt eines Koordinatensystems, durch welches die Geometrie des Feldes ihren einfachsten Ausdruck findet; es läßt sich aber natürlich jedes Feld transformieren, auch in einem anderen Koordinatensystem ausdrücken — und dann würde auch die „Feldquelle" an einen anderen Ort verlegt werden. Ebenso kann man hier von „quellenfreien" Feldern sprechen. Physikalisch oder chemisch hingegen ist natürlich die Feldquelle etwas ganz Konkretes, der Ort, von welchem bestimmte Potentiale ausgehen (z. B. ein Organisator).

Daß ein Feld existiert, ist nach Gurwitsch nicht eine Hypothese, noch eine erschlossene Tatsache, sondern eine kurze Formulierung der Absicht, einen möglichst einfachen Ausdruck für die räumlichen Verhältnisse der Morphogenese zu finden. Die hauptsächliche Schwierigkeit der Feldtheorie scheint uns darin zu bestehen, daß sie in einer eigenartigen Weise zwischen einer „Beschreibung" und einer „Erklärung" steht. In der Tat scheint es uns nur möglich, von einem „Dualismus" zwischen materiellem Substrat und Feld zu sprechen, die Feldannahme in Gegensatz zu der Wechselwirkungsannahme (die doch zweifellos eine kausale Erklärung sein will) zu stellen, das Feld als Barriere für das Spitzenwachstum der Pilzhyphen zu bezeichnen, wenn man dasselbe als einen wirklichen, kausalen „Faktor" der Entwicklung ansieht, also die Feldtheorie als eine Hypothese auffaßt. Wollen wir den Entwicklungsverlauf bloß geometrisch beschreiben, so erscheint uns das „Feld" nur als die schließliche Form, der das Entwicklungsgeschehen „zustrebt"; dann können aber die an-

geführten Ausdrücke nicht gebraucht werden. Es ist sicher eine interessante Aufgabe, bei geeigneten Objekten zu versuchen, die Formbildung mathematisch zu beschreiben; aber eine Erklärung des Geschehens ist damit noch nicht gegeben.

Wir können jedoch der Feldtheorie auch einen anderen Sinn verleihen, wie es durch Weiss (1926, 1928) geschehen ist. „Feld" ist nach Weiss der Inbegriff der Wirkungsweisen, die von einem „organisierten" Material auf „unorganisiertes" ausgehen. So bildet z. B. das Extremitätenfeld das in seinen Bereich verpflanzte Schwanzblastem zu einer Extremität um. Es ist klar, daß das Feld in diesem Sinn nicht eine erklärende Hypothese bedeutet, sondern eine zusammenfassende Benennung für das im einzelnen unbekannte, determinierende Faktorenspiel. Jedoch hat diese zusammenfassende Benennung den Vorteil, daß es auf diesem Wege möglich ist, Pauschalgesetzlichkeiten der in Betracht kommenden Wirkungsweisen in prägnanter Form auszusprechen. Als solche „Feldgesetze" hat Weiss angegeben:

„1. Jedes Feld hat axiale Struktur, welche zumindest längs einer Achse des Systems Heteropolarität bedingt.

2. Wird von einem feldtragenden System Material abgespalten, so enthält nunmehr der Rest das Feld in der typischen Struktur, die relative Verteilung der Feldkomponenten ist im verkleinerten System die gleiche wie vordem; so entstehen typisch proportionierte Gebilde.

3. Stößt unorganisiertes, aber organisierbares Material in Feldbereich, so wird es einbezogen.

4. Die Feldkomponenten sind nach den verschiedenen Richtungen des Raumes hin verschieden; werden also zwei sonst gleiche Felder zusammengebracht, so fallen nur dann gleiche Komponenten in die gleiche Wirkungsrichtung, wenn die beiden Felder in gleicher Orientierung zusammenkommen. Nur in diesem Fall addieren sich die Komponenten und es geht aus der Verschmelzung ein typisch proportioniertes Gebilde hervor; bei beliebiger Orientierung hingegen entstehen Mischgebilde.

5. Ein Feld hat die Tendenz, äquivalente Felder aus seiner Umgebung ab- und in sich einzubeziehen."

11. Allgemeine Schlußfolgerungen

Wenn wir also noch weit entfernt sind, eine befriedigende Theorie der Entwicklung zu besitzen, so sehen wir doch gerade in diesem Gebiete besonders deutlich die Tendenz zu „organismischen" Forschungsweisen und Theorienbildungen abgespiegelt. Der grundlegende Fehler des älteren Mechanismus war die summative Betrachtungsweise, in welcher er das Lebensgeschehen in Einzelprozesse an voneinander unabhängigen Einzelteilen oder Einzelmaschinchen auflösen wollte, wie das in Weismanns Theorie klassisch zum Ausdruck kam. Der Vitalismus auf der andern Seite war mit der Maschinentheorie in der Auflösung des Lebensgeschehens in „auf getrennten Linien" verlaufende Vorgänge einig, glaubte diese aber durch eine übermaterielle, transzendente Entelechie gelenkt. Demgegenüber führt uns die unvoreingenommene Untersuchung mit zwingender Notwendigkeit dazu, die Entwicklungsleistung als solche eines einheit-

lichen Systems zu betrachten, das sie auf Grund der ihm immanenten Kräfte vollzieht.

Die Erkenntnis der „Ganzheit" des Keimes erscheint als ein sicheres Ergebnis der Entwicklungsphysiologie. Freilich verstehen wir sie in einem anderen Sinn als Driesch. Für Driesch bedeutete jenes „Ganze" das erst in Zukunft zu erreichende, typische Endergebnis, welches das Geschehen in den Einzelteilen in teleologischer Weise lenkt. Zu der Annahme einer solchen Abhängigkeit vom zukünftigen, typischen Ergebnis zwingen uns die tatsächlichen Ergebnisse keineswegs; wir finden vielmehr die atypische Entwicklung in ebenso strenger Abhängigkeit von den Ausgangsbedingungen wie die typische ablaufend, sowohl im experimentell gestörten Furchungsstadium, als auch bei der Organbildung und Regeneration, wie etwa Superregenerate und Monstren zeigen. Jenes „Ganze", von dem das Schicksal der Keimteile, z. B. der verpflanzten präsumptiven Epidermis, die zu Hirn wird, oder des Schwanzblastems, das sich zu einer Extremität entwickelt, abhängig ist, bedeutet uns darum nicht das in Zukunft zu erreichende, typische Endergebnis, sondern den augenblicklichen Gesamtzustand des lebenden Systems.

Wenn wir sagen, daß der sich entwickelnde Keim als ein einheitliches System aufgefaßt werden muß, so ist damit zugleich gesagt, daß die Entwicklung in ihren wesentlichen Zügen nicht im Sinne der „Zellentheorie" aufgefaßt werden kann (vgl. Dürken, 1928, 1929). Wir finden bei den Gestaltungsbewegungen, daß diese wesentlich solche des Ganzkeimes sind, während die Einzelzellen diesen Bewegungen passiv folgen. Ebenso ist die Segregation von der Zellulierung wesentlich unabhängig. Wir finden sie manchmal von Organisatoren ausgehend, die nicht durch Zellteilung, sondern durch Spezialisierung plasmatischer Bezirke entstehen und ihre Wirksamkeit ausüben; auch bei den Mosaikeiern erscheint die Zellteilung weder als ein Mittel der Segregation noch der Differenzierung, indem hier die Segregation schon vor der Furchung erfolgt. Besonders deutlich zeigt die Regulation, daß die Entwicklung nicht eine Leistung der Einzelzellen, sondern des jeweiligen Gesamtsystems ist; sie ist nur verständlich, wenn wir den Keim als ein einheitliches System auffassen. Die Determination der Regeneration erfolgt nicht durch Teil-Teilwirkung, sondern das Regenerat wird als Ganzes determiniert, wie z. B. die Entstehung von Knochen aus skelettfreien Stümpfen zeigt.

Das hauptsächliche Ziel einer Theorie der Entwicklung wird es sein müssen, für deren dynamische Organisation geeignete Begriffe und Theorien aufzustellen. Die „Erhöhung des Organisationsgrades des Systems aus inneren Ursachen" ist nicht möglich, ohne daß eben „Organisation" am Anfang gegeben war. Diese „Organisation" ist nicht die mikroskopische Struktur – denn diese ist ja auch der fixierten und gefärbten Zelle, nicht nur der lebendigen, eigen. Sie ist nicht die physikalisch-chemische Zusammensetzung, wie sie mit unseren gegenwärtigen Methoden untersucht werden kann — denn die analytisch-chemischen Methoden zerstören gerade die „Organisation" und das „Leben", und ein bloß als kolloidale Dispersion charakterisiertes System „lebt" nicht. Wir stehen in solcher Auffassung nicht im Gegensatz zu den besten, physiko-chemisch arbeitenden Autoren. So betont z. B. Spek, daß wir bei fortschreitender Analyse des Entwicklungsgeschehens immer wieder bei rein physiko-chemischen, in erster Linie

kolloidchemischen Faktoren enden, daß aber als spezifisch Vitales die spezifische gesetzmäßige Ordnung übrigbleibt, in der alle diese physikochemischen Faktoren zusammenwirken. Wir müssen dabei den Keim als ein materiell-energetisches System auffassen, in welchem als Entwicklungsfaktoren nicht nur chemische Differenzen, sondern Kraftfelder der verschiedensten Art maßgebend sind, welche die Anordnung der ihnen unterliegenden Zellen u.s.f. beeinflussen.

Wenigstens in allgemeiner Form können wir versuchen, die hauptsächlichen Charakteristika der Entwicklung aus unseren allgemeinen Prinzipien zu verstehen, wenn uns vorläufig auch die Möglichkeit zu einer strengen Deduktion fehlt. Wenn wir unser Prinzip der Erhaltung im stationären Zustand voraussetzen, so ist die Geltung desselben im sich entwickelnden Keim durch die Wirksamkeit des gleich zu erwähnenden, zweiten Prinzips, desjenigen der „fortschreitenden Organisation" „gestört", so daß das erstere nur in einer eingeschränkten Form gelten kann, die wir etwa so formulieren mögen: „Das Entwicklungssystem besitzt in jedem seiner zeitlichen Querschnitte eine ausgezeichnete Zustandsbedingung, welcher das System zustrebt und in die es nach Störung zurückzukehren strebt." Dieser Satz bedeutet den allgemeinen Obersatz für die Einzelgesetzmäßigkeiten der normalen und regulativen Entwicklung. Die Segregation als „Chemodifferenzierung" bedeutet einen Spezialfall der Herstellung jenes ausgezeichneten Zustandes, indem nach jeder von den Genen ausgehenden Reaktion die Herstellung des letzteren, eine bestimmte physiko-chemische Verteilung, im Rahmen des Gesamtsystems erfolgen muß. Eine Wiederherstellung nach Störung wird immer dann möglich sein, so lange nicht in den einzelnen Teilen des Systems neue und verschiedenartige Systembedingungen gesetzt wurden. Ist die Segregation, die Setzung dieser verschiedenartigen Systembedingungen erfolgt, dann wird die weitere Entwicklung nur im Sinne dieser Systembedingungen, in der einmal eingeschlagenen Bahn, weiterlaufen können. Dieser Satz gibt uns die Grenzen der Regulation an. Diese bleibt aus bei mechanischer Störung (Pressung, Zentrifugierung), wenn bereits gebildete Segregate in abnorme Lagerung kommen; bei Teilung, wenn bereits gebildete Segregate als fixierte Systembedingungen total entfernt werden; bei Verschmelzung, wenn die Lage der bereits gebildeten Segregate eine Vereinigung derselben und damit die Herstellung des normalen Ausgleichszustandes unmöglich macht (bei divergenter Achsenstellung) oder wenn diese Segregate in einer atypischen Weise in den Systemteilen angebracht sind (Mehrfachbildungen bei kreuzweise verschmolzenen Molchkeimen). Analoges gilt für die Regulation von Organanlagen und die Regeneration. Das sich wiederherstellende (Pseudo-) Gleichgewicht kann dabei — wie gerade die letzteren Beispiele lehren — nicht als ein Gleichgewicht von Stoffen, sondern nur als ein solches von Reaktionen und Kraftfeldern aufgefaßt werden und ordnet sich damit der von uns oben (S. 198f.) versuchten Charakterisierung der Erhaltung der Ordnung in einem stationären Zustand unter. Die Weissschen Feldprinzipien können leicht als ein Spezialfall der letzteren aufgefaßt werden. Die

physiologische Regeneration ist ein direkter Ausdruck der Systemerhaltung des Organischen.

Das Prinzip der hierarchischen Ordnung manifestiert sich in der Entwicklung durch den Übergang der einzigen Eizelle in das vielzellige System des Organismus, indem die von ersterer abstammende Teilungshierarchie eine räumliche Hierarchie bildet. Indem sich in der sich bildenden, räumlichen Hierarchie die den einzelnen Stufen derselben entsprechenden Gleichgewichtszustände einstellen, kommt es zur „Chemodifferenzierung", zur Segregation einzelner Wirkungsterritorien im Keim, die ihrerseits hierarchisch absteigt (vgl. oben S. 268f.). Auf diese Segregation reagiert das den einzelnen Wirkungskreisen angehörige Zellmaterial mit verschiedenen, entsprechenden Differenzierungen. Dadurch, daß in einem vielzelligen System — nicht weniger als in einem einzelligen — die Kräftegruppierungen nach den einzelnen Richtungen verschieden sein werden, kommt es zur Formbildung durch Gestaltungsbewegungen und gerichtetes Wachstum. In diesem Sinn können wir das Prinzip der hierarchischen Ordnung, wenn die Teilungshierarchie zur Bildung einer räumlichen Hierarchie führt, als das Prinzip der fortschreitenden Organisation bezeichnen. Eine physiko-chemische Theorie der Erhöhung der Organisationsstufe, die sich durch die Komponentalprozesse der Gestaltung, Segregation, Differenzierung, Wachstum vollzieht, ist, wie wir gesehen, mindestens heute nicht möglich. Es ist notwendig, diesen Problemen durch eine Statistik höherer Ordnung näherzutreten, welche das Geschehen unter Außerachtlassung der heute und vielleicht überhaupt unübersehbaren Vielheit der physiko-chemischen Einzelerscheinungen und -faktoren erfaßt. Wir sehen also ab von den einzelnen, physiko-chemischen Prozessen, die etwa zur Zellteilung hier und dort, zu bestimmten Gestaltungsvorgängen, bestimmten Differenzierungen führen, sondern rechnen mit Einheiten biologischer Größenordnung. Die Formbildung läßt sich dabei geometrisch darstellen, wobei diese Darstellung als ein Pauschalausdruck für die allgemeine Richtung der im betreffenden System waltenden, im einzelnen unbekannten Kräftekonstellation aufzufassen wäre[1]).

Diese Skizze will lediglich zeigen, daß die Voraussetzung jener allgemeinen Prinzipien als Arbeitshypothese brauchbar ist, indem aus ihnen gezogene Folgerungen sich der empirischen Prüfung durchaus zugänglich erweisen und gelegentlich von bedeutendem heuristischem Wert gewesen sind. Es sei an Przibrams Erklärungen für ganz konkrete Regenerationsphänomene erinnert, die rein deduktiv aus der Voraussetzung der Beharrung des organischen Systems in seinem „biodynamischen Gleichgewicht" (ein anderer Ausdruck für das in unserm ersten Satz Gesagte) gewonnen sind.

---

[1]) Es sei auf die Analyse der Gestaltungsvorgänge von Kleinkrebsen bei R. Woltereck, Grundzüge einer allgemeinen Biologie, 1932, S. 617ff., hingewiesen.

Literaturverzeichnis

Einleitung, Erstes und Zweites Kapitel

Alverdes, F., Neue Bahnen in der Lehre vom Verhalten der niederen Tiere. 1923.

André, H., Über künstliche Blatt- und Blütenmetamorphosen bei der Schneebeere. Schaxels Abh. z. th. B. **25**. 1927.

Bauer, E., Die Grundprinzipien der rein naturwissenschaftlichen Biologie. Rouxs Vortr. u. Aufs. **26**. 1920.

Bavink, B., Jenseits von Mechanismus und Vitalismus. Unsere Welt **21**. 1929.

—, Ergebnisse und Probleme der Naturwissenschaften. 4. Aufl. 1930.

Becher, E., Die Fremddienlichkeit der Pflanzengallen und die Hypothese eines überindividuellen Seelischen. 1917.

—, Einführung in die Philosophie. 1926.

Bergmann, H., Der Kampf um das Kausalgesetz in der neuesten Physik. Sammlg. Vieweg **98**. 1929.

Bertalanffy, L. v., Zur Theorie der organischen „Gestalt". Rouxs Arch. **108**, 1926.

—, Studien über theoretische Biologie. Biol. Zbl. **47**. 1927.

—, Das Problem des Lebens. Scientia **1927** a.

—, Über die neue Lebensauffassung. Ann. d. Phil. u. phil. Kr. **6**. 1927 b.

—, Über die Bedeutung der Umwälzungen in der Physik für die Biologie (Studien über theoretische Biologie II). Biol. Zbl. **47**. 1927 c.

—, Kritische Theorie der Formbildung. Schaxels Abh. z. th. B. **27**. 1928.

—, Philosophie des Organischen (Theoretische Biologie). Literar. Ber. a. d. Geb. d. Phil. **17/18**. 1928 a.

—, Eduard von Hartmann und die moderne Biologie. Arch. f. Gesch. d. Phil. u. Soziol. **38**. 1928 b.

—, Die Teleologie des Lebens. Biol. gen. **5**. 1929.

—, Zum Problem einer theoretischen Biologie. Kantstudien **34**. 1929 a.

—, Lebenswissenschaft und Bildung. Akad. gemeinn. Wiss. zu Erfurt **22**. 1930.

—, Mechanism and Vitalism in the Light of Critical Biology. Psyche **10**. 1930 a.

—, „Organismische Biologie". Unsere Welt **22**. 1930 b.

—, Das Vitalismusproblem in ärztlicher Betrachtung. Mediz. Welt. **1931**.

—, Vaihingers Lehre von der analogischen Fiktion in ihrer Bedeutung für die Naturphilosophie. Festschr. Vaihinger 1932.

Bleuler, E., Die Psychoide als Prinzip der organischen Entwicklung. 1925.

—, Mechanismus — Vitalismus — Mnemismus. Abh. z. Th. d. org. Entw. **6**. 1931.

Bohr, N., Die Atomtheorie und die Prinzipien der Naturbeschreibung. Naturwiss. **18**. 1930.

Bühler, K., Die Krise der Psychologie. Kantstudien. **1926**.

Bünning, E., Mechanismus, Vitalismus und Teleologie. Abh. d. Friesschen Schule. N. F. **5/3**. 1932.

Burkamp, W., Naturphilosophie der Gegenwart. Philosophische Forschungsberichte **2**. 1930.

Carnap, R., Über die Aufgabe der Physik. Kantstudien. **1923.**
Christmann, F., Biologische Kausalität. Heidelbg. Abh. z. Phil. u. ihrer Gesch. **16.** 1928.
Cohen-Kysper, A., Die mechanistischen Grundgesetze des Lebens. 1914.
Collin, R., Physique et Métaphysique de la Vie. 1925.
—, Réflexions sur le Psychism. Cahiers de Philos. de la Nat. **3.** 1929.
Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung. 1904.
Dingler, H., Der Zusammenbruch der Wissenschaft und der Primat der Philosophie. 1926.
Driesch, H., Logische Studien über Entwicklung. I. Sitzber. Heidelbg. Akad. d. Wiss. **1918.**
—, Die Beschaffenheit des höchsten Objekts. Ebendort. **1918a.**
—, Logische Studien über Entwicklung. II. Ebendort. **1919.**
—, Der Begriff der organischen Form. Schaxels Abh. z. th. B. **3.** 1919a.
—, Ordnungslehre. 2. Aufl. 1923.
—, „Physische Gestalten" und Organismen. Ann. d. Phil. u. phil. Kr. **5.** 1925.
—, Zur neueren Vitalismuskritik. Biol. Zbl. **47.** 1927.
—, Philosophie des Organischen. 2. Aufl. 1921. 4. Aufl. 1928.
—, Das Wesen der Entwicklung. In „Das Lebensproblem". Hg. von H. Driesch. 1931.
Eddington, A. S., Das Weltbild der Physik und ein Versuch seiner philosophischen Deutung. Deutsch von M. Rausch v. Traubenberg u. H. Diesselhorst. 1931.
Ehrenberg, R., Theoretische Biologie. 1923.
—, Leben und Tod. Stud. d. apolog. Sem. in Wernigerode. **11.** 1925.
Faigl, H., Ganzheit und Zahl. Herdflamme. Ergbd. **2.** 1926.
Fechner, G. Th., Einige Ideen zur Schöpfungs- und Entwicklungsgeschichte der Organismen. 1873.
Fischer, B., Vitalismus und Pathologie. Rouxs Vortr. u. Aufs. **34.** 1924.
Frank, Ph., Das Kausalgesetz und seine Grenzen. Schr. z. wiss. Weltauffassg. **6.** 1932.
Freundlich, H., Kolloidchemie und Biologie. 1924.
—, Physikalische Chemie. Jahresber. ges. Physiol. **3.** 1925.
Friedmann, H., Die Welt der Formen. 2. Aufl. 1930.
Fries, C., Pflanze und Tier. 1927.
Gicklhorn, J., Mikrochemie und Mikrophysik. Protopl. **2.** 1927.
Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und ihre teleologische Deutung. Ergbd. z. Organogr. d. Pfl. 1920.
Goette, W., Entwicklungsgeschichte. 1920.
Gross, J., Die Krisis in der theoretischen Physik und ihre Bedeutung für die Biologie. Biol. Zbl. **50.** 1930.
Haeberlin, C., Die Gefüge des Lebendigen. Wissen und Wirken. **38.** 1926.
Haering, Th., Über Individualität in Natur und Geisteswelt. Wiss. u. Hyp. **30.** 1926.
Haldane, J. S., Mechanism Life and Personality. 1912.
Hartmann, E. v., Philosophie des Unbewußten. 11. Aufl. 1904.
—, Grundriß der Naturphilosophie. 1907.
Hartmann, M., Biologie und Philosophie. 1925.
Hartmann, N., Philosophische Grundfragen der Biologie. Wege z. Philos. **6.** 1912.
Heidenhain, M., Plasma und Zelle. 1. 1907; 2. 1912.
Hertwig, R., Abstammungslehre und neuere Biologie. 1927.
Herzberg, A., Das Stabilitätsprinzip in der modernen Psychologie. Ann. d. Phil. u. phil. Kr. **8.** 1929.

Hirsch, G. Ch., Dynamik organischer Strukturen. Rouxs Arch. **117**. 1929.
Jordan, H., Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere. 1929.
Kafka, G., Tierpsychologie. Hb. vgl. Psychol. **I/1**. 1922.
—, Die Bedeutung des Behaviorismus für die vergleichende Psychologie und Biologie. Ber. XII. Kongr. d. Dtsch. Ges. f. Psychol. 1931.
Kaila, E., Beiträge zu einer synthetischen Philosophie. Ann. Univ. Aboensis. Ser. B. **IV/3**. 1928.
Kaschkarow, D., Zweckmäßige Strukturen als Einzelfall des allgemeinen physikalischen Gesetzes und Regel von le Chatelier. Bull. Univ. Asie Centrale Taschkent. **14**. 1926.
Köhler, W., Die physischen Gestalten in Ruhe und im stationären Zustand. 1924.
—, Gestaltprobleme und Anfänge einer Gestalttheorie. Jahresber. ges. Physiol. **3**. 1925.
—, Zum Problem der Regulation. Rouxs Arch. **112**. 1927.
—, Gestalt Psychology. 1930.
Kraft, V., Die Grundlagen der wissenschaftlichen Methoden. Sitzber. Akad. d. Wiss. Wien **203**. 1926.
Kroner, R., Zweck und Gesetz in der Biologie. 1912.
—, Das Problem der historischen Biologie. Schaxels Abh. z. th. B. **2**. 1919.
Lassen, H., Mechanismus, Vitalismus, Kausalgesetz a priori und die statistische Auffassung der Naturgesetzlichkeit in der gegenwärtigen Physik. Diss. 1931.
Lepeschkin, W. W., The thermic effect of death and hemolysis. Amer. J. Physiol. **95**. 1930.
Lewin, K., Der Übergang von der aristotelischen zur galileischen Denkweise in Biologie und Psychologie. Erkenntnis **1**. 1931.
Lillie, R. S., Physical Indeterminism and vital action. Science N. S. **66**. 1927.
Mackenzie, W., Alle fonti della vita. 2ª ed. 1916.
Meyer, Adolf, Logik der Morphologie. 1926.
—, Das Mechanismus-Vitalismus-Problem im Lichte neuerer logischer Forschung. Biol. Zbl. **46**. 1926a.
—, Was heißt und zu welchem Zwecke studieren wir Geschichte der Naturwissenschaften? Arch. Gesch. d. Math., d. Naturwiss., d. Techn. **10**. 1927.
—, Über Goethes Naturerkenntnis, ihre Voraussetzung in der Antike, ihre Krönung durch Carus. Jahrb. d. Freien Dtsch. Hochstifts Frankf. a. M. **1929**.
—, Das Problem des Lebens. Verh. dtsch. Wiss. Ver. zu Santiago de Chile. **1931**.
—, Über organische Systeme. 1. Ebendort. **1931a**.
Mises, R. v., Über das naturwissenschaftliche Weltbild der Gegenwart. Naturwiss. **18**. 1930.
Morgan, C. Ll., A Concept of the Organism, emergent and resultant. Meet. Aristot. Soc. **1927**.
Naef, A., Idealistische Morphologie und Phylogenetik. 1919.
Nageotte, J., L'organisation de la Matière dans ses rapports avec la Vie. 1922.
Needham, J., Man not a Machine. 1927.
—, Recent developments in the Philosophy of Biology. Quart. Rev. Biol. **3**. 1928.
—, Organicism in Biology. J. Philos. Studies **3**. 1928a.
—, The Sceptical Biologist. 1929.
Oldekop, E., Über das hierarchische Prinzip in der Natur und seine Beziehungen zum Mechanismus-Vitalismus-Problem. 1930.
Pauly, A., Darwinismus und Lamarckismus. 1905.
Petzoldt, J., Das allgemeinste Entwicklungsgesetz. 1923.
Pierre-Jean, Théorie de la Vie. 3 vol. 1925/27.
Planck, M., Aus der neuen Physik. Forsch. u. Fortschr. **5**. 1929.

Plate, L., Das Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 2. Aufl. 1914.
Potonié, R., Die Tendenz zur Stabilität im Lichte der Paläontologie. Sitzber. Preuß. Geol. Landesanstalt. **1928**.
Pütter, A., Stufen des Lebens. 1923.
Rabaud, E., Tropismes et Comportement. Rev. philos. **51**. 1926.
—, Différentiation et Fonctionnement de l'Organism. Ebendort. 1929.
Rádl, E., Geschichte der biologischen Theorien. 1903.
Rashevsky, N. v., Theorie der bei Diffusion in kleinen Tropfen entstehenden Gleichgewichtsfiguren. Zft. Physik. **56**. 1929.
—, Learning a Property of physical Systems — Brain Mechanisms and their physical Models. J. gen. Psychol. **5**. 1931.
—, Physical Aspects of Cellular Growth and Multiplication. Protopl. **14**. 1931a.
Reichenbach, H., Kausalstruktur der Welt und der Unterschied von Vergangenheit und Zukunft. Sitzber. Bayr. Akad. d. Wiss. **1925**.
—, Die philosophische Bedeutung der modernen Physik. Erkenntnis **1**. 1930.
—, Ziele und Wege der heutigen Naturphilosophie. 1931.
—, Kausalität und Wahrscheinlichkeit in der Biologie. Klin. Wochenschr. **11**. 1932.
Reininger, R., Das psychophysische Problem. 1930.
Reinke, J., Einleitung in die theoretische Biologie. 1912.
—, Grundlagen einer Biodynamik. Schaxels Abh. z. th. B. **16**. 1922.
—, Das dynamische Weltbild. 1926.
Rhumbler, L., Methoden der Nachahmung der Lebensvorgänge. Hb. biol. Arbeitsmeth. Abt. **5**, Teil **3**a. 1923.
Rickert, H., Die Philosophie des Lebens. 1920.
Rignano, E., Das Leben in finaler Auffassung. Deutsch v. P. Graf Thun-Hohenstein. Schaxels Abh. z. th. B. **26**. 1927.
—, Qu'est-ce que la vie. 1926.
—, Das Gedächtnis als Grundlage des Lebendigen. Hg. v. L. v. Bertalanffy. 1931.
—, Der Zweckbegriff in der Biologie. Biol. gen. **7**. 1931.
Ritter, W. E. and Bailey, E. W., The Organismal Conception. Univ. Calif. Publ. in Zool. **31**. 1928.
Roux, W., Die Selbstregulation. Nova Acta. Abh. Kais.-Leop.-Carol.-Acad. d. Naturf. **100**. 1915.
—, Prinzipielle Sonderung von Naturgesetz und Regel, von Wirken und Vorkommen. Sitzber. Preuß. Akad. d. Wiss. **1920**.
Russell, E. S., The Interpretation of Development and Heredity. 1930.
Sapper, K., Das Element der Wirklichkeit und die Welt der Erfahrung. 1924.
—, Naturphilosophie. Philosophie des Organischen. 1928.
—, Kausalität und Finalität. Ann. d. Phil. u. phil. Kr. **8**. 1928.
—, Biologie und organische Chemie. Schaxels Abh. z. th. B. **28**. 1930.
Schaxel, J., Die Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie. 2. Aufl. 1922.
Schrödinger, E., Die Erfassung der Quantengesetze durch kontinuierliche Funktionen. Naturwiss. **17**. 1929.
Schultz, J., Die Grundfiktionen der Biologie. Schaxels Abh. z. th. B. **7**. 1920.
—, Die Maschinentheorie des Lebens. 2. Aufl. 1929.
Seybold, A., Über die Zweckmäßigkeitsbetrachtungen und die Aufgaben der pflanzlichen Physiologie. Biol. Zbl. **50**. 1930.
Simmel, G., Der Konflikt der modernen Kultur. 3. Aufl. Wiss. Abh. u. Reden z. Phil., Pol. u. Geistesgesch. **4**. 1926.

Spencer, H., Die Prinzipien der Biologie. System der synth. Phil. 1. Deutsch. 1876.
Steinmann, P., Prospektive Analyse von Restitutionsvorgängen. 1, 2. Rouxs Arch. **112**. 1927.
—, Teleokausalität oder die Fiktion der gerichteten Ursächlichkeit. 1932.
Stodola, A., Gedanken zu einer Weltanschauung vom Standpunkt des Ingenieurs. 2. Aufl. 1932.
Thompson, d'Arcy W., On Growth and Form. 1917.
Troll, W., Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Monogr. a. d. Ges.-Geb. d. wiss. Bot. **1**. 1928.
Tschulok, S., Das System der Biologie. 1910.
—, Die Deszendenzlehre. 1922.
Uexküll, J. v., Umwelt und Innenwelt der Tiere. 1920.
—, Die Rolle des Psychoids. Rouxs Arch. **111**. 1927.
—, Theoretische Biologie. 2. Aufl. 1928.
—, Die Lebenslehre. 1930.
Ungerer, E., Die Regulationen der Pflanzen. Rouxs Vortr. **22**. 1919.
—, Die Teleologie Kants. Schaxels Abh. z. th. B. **14**. 1922.
—, Der Sinn des Vitalismus und des Mechanismus in der Lebensforschung. Festschr. H. Driesch I. 1927.
—, Der Aufbau des Naturwissens. Die Pädagogische Hochschule **2**. 1930.
—, Kennzeichnung und Erklärung des organischen Lebens. Proc. VIth Int. Congr. of Philos. Oxford. 1931.
Verworn, M., Allgemeine Physiologie. 6. Aufl. 1917.
Wagner, A., Das Zweckgesetz in der Natur. 1923.
Wahle, R., Entstehung der Charaktere. 1928.
Weismann, A., Vorlesungen über Deszendenztheorie. 2. Aufl. 1912.
Whitehead, A. N., Science and the Modern World. 1925.
Winterstein, H., Kausalität und Vitalismus vom Standpunkt der Denkökonomie. 2. Aufl. Abh. z. Th. d. org. Entw. **4**. 1928.
Woodger, J. H., Biological Principles. 1929.
—, Some Problems of biological Methodology. Meet. Aristot. Soc. **1929**a.
—, The „Concept of Organism" and the Relation between Embryology and Genetics. 1—3. Quart. Rev. Biol. **5/6**. 1930/31.
Zimmermann, H., Theoretische Biologie und Medizin der Gegenwart. Klin. Wochenschr. **11**. 1932.
Zimmermann, W., Kritische Bemerkungen zu einigen biologischen Problemen. II. Biol. Zbl. **48**. 1928.
—, Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. Hb. biol. Arbeitsmeth. Abt. **IX**, Teil **3**. 1931.

Drittes Kapitel

Darstellungen des Gesamtgebietes.

Bayliss, W., Grundriß der allgemeinen Physiologie. Deutsch von L. Maass und E. J. Lesser. 1926.
Handbuch der Biochemie. Hg. von C. Oppenheimer. 2. Aufl. 1923ff.
Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie. Hg. von Bethe. 1927ff.
Gellhorn, E., Neuere Ergebnisse der Physiologie. 1926.
Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 6. Aufl. 1926.
Lehrbuch der allgemeinen Physiologie. Hg. von E. Gellhorn. 1931.
Tschermak, A. v., Allgemeine Physiologie. 1924.

1, 2.

Fürth, O., Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie. 2. Aufl. 1927.
Haurowitz, F., Biochemie des Menschen und der Tiere seit 1914. Wissensch. Forschungsber. **12**. 1925.
Kiesel, A., Chemie des Protoplasmas. Protoplasma-Monogr. **4**. 1930.

Bergmann, M., Naturwiss. **14**, 1224. 1926.
Hess, K., Naturwiss. **14**, 435. 1926.
Kiesel, A., Protoplasma **6**, 332. 1929.
Meyer, K. H., Naturwiss. **16**, 78. 1928. — Bioch. Zft. **208**, 1. 1929; **214**, 253. 1929. — Umschau **36**, 381. 1932.
Meyer, K. H. und Mark, H., Zft. angew. Chem. **1928**, 935.
—, Der Aufbau der hochpolymeren organischen Naturstoffe. 1930.
Needham, J., Quart. Rev. Biol. **3**, 77. 1928.
Staudinger, H., Naturwiss. **17**, 141. 1929.

3.

Bavink, B., Ergebnisse und Probleme der Naturwissenschaften. 4. Aufl. 1930.
Rashevsky, N. v., Zft. Physik **59**, 558. 1930.

4.

Blagoveschenski, A. V., Biol. gen. **5**, 427. 1929.
Bottazzi, F., Das Cytoplasma und die Körpersäfte. Hb. vgl. Physiol. **1**. 1912.
Erdmann, Rh., Naturforscher **1**. 1924. — Rouxs Arch. **112**, 739. 1927.
Hirszfeld, L., Naturwiss. **14**, 17. 1926.
Ivanow, S., Ber. Dtsch. bot. Ges., **44**, 31. 1926.
Krüger, P., Biol. gen. **6**, 483. 1930.
Kutscher, F. und D. Ackermann, Zft. Biol. **84**, 181. 1926.
Loeb, L., Amer. J. of Pathol. **2**, 301. 1926; **3**, 29. 1927; **3**, 45. 1927a.
Loeb, L. and S. Wright, Amer. J. of Pathol. **3**, 251. 1927b.
Lehmann, F. M., Klin. Wochenschr. **5**, 1502. 1926.
Needham, J., The Sceptical Biologist. 1929.

5.

Bechhold, H., Die Kolloide in Biologie und Medizin. 5. Aufl. 1929.
Boas, F., Die Pflanze als kolloidales System. Naturwiss. u. Landwirtsch. **14**. 1928.
Freundlich, H., Kolloidchemie und Biologie. 1924.
—, Fortschritte der Kolloidchemie. 1926.
—, Neuere Fortschritte der Kolloidchemie und ihre biologische Bedeutung. Protoplasma **2**. 1927.
Handowsky, H., Leitfaden der Kolloidchemie für Biologen und Mediziner. 2. Aufl. 1925.
Heilbrunn, L. V., The Colloid Chemistry of Protoplasm. Protoplasma-Monogr. **1**. 1928.
Küster, E., Pathologie der Pflanzenzelle I. Protoplasma-Monogr. **3**. 1929.
Lepeschkin, W., Kolloidchemie des Protoplasmas. Monogr. Ges.-Geb. d. Physiol. d. Pfl. u. T. **7**. 1924.
Liesegang, R. E., Kolloidchemie. 2. Aufl. Wissensch. Forschungsber. **6**. 1926.
—, Biologische Kolloidchemie. Wissensch. Forschungsber. **20**. 1928.

Fetter, D., J. exp. Zool. **44**, 255. 1926.
Gaidukov, N., Protopl. **6**, 162. 1929.
Haber, F., Naturwiss. **14**, 849. 1926.
Heilbrunn, L. V., J. Exp. Zool. **44**, 255. 1926. — Quart. Rev. Biol. **2**, 230. 1927.
Herzog, R. O., Naturwiss. **16**, 420. 1928.
Herzog, R. O. und H. W. Gonell, Naturwiss. **12**, 1153. 1925.
Koltzoff, N., Biol. Zbl. **48**, 545. 1928.
Péterfi, T. und Mitarbeiter, Arch. f. exp. Zellf. **4**, 149. 1927; **4**, 155; **5**, 341. 1928; **5**, 349. 1928.
Rinne, F., Naturwiss. **18**, 837. 1930.
Seifriz, W., Americ. Naturalist **60**, 124. 1926. — Arch. exp. Zellf. **6**, 341. 1928.
Spek, J., Kolloid-Zft. **46**, 314. 1928.
Weber, F., Protopl. **1**, 167. 1927.

Mizellartheorie.

Naegeli, C., Die Mizellartheorie. Hg. von A. Frey. Ostwalds Klassiker. 227.1928.
Frey, A., Ber. dtsch. Bot. Ges. **44**, 564. 1926. — Jahrb. wiss. Bot. **65**, 195. 1926. — Naturwiss. **15**, 760. 1927.
Mark, H., Naturwiss. **16**, 892. 1928. — Verh. Ges. dtsch. Naturf. **1929**. 892.
Schmidt, W. G., Arch. exp. Zellf. **6**, 350. 1928. — Zool. Jahrb. **45**, 177. 1928. — Verh. Ges. dtsch. Naturf. **1929**. 900.
Steinbrinck, C., Kolloidchem. Beih. **23**, 6. 1926. — Naturwiss. **15**, 978. 1927.

6.

Eichhorn, A., La mésure du ph cytoplasmique des végétaux. Bull. d'histol. appliquée **4**, 193. 1927.
Fodor, A., Fermentwirkung und Wasserstoffionenkonzentration. Kolloid-Zft. **40**. 1926.
Michaelis, L., Die Wasserstoffionenkonzentration. 2. Aufl. 1922.
Mislowitzer, E., Die Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration von Flüssigkeiten. 1928.
Mond, R., Säurewirkung und H˙-Konzentration in der Physiologie. Kolloid-Zft. **40**. 1926.
Pfeiffer, H., Der gegenwärtige Stand der kolorimetrischen Acidimetrie in der Gewebephysiologie. Protopl. **1**. 1926.
Reiss, P., Le ph intérieur cellulaire. 1926.
Schade, H., Die Bedeutung der H-Ionenkonzentration in der Pathologie. Kolloid-Zft. **40**. 1926.
Small, J., Hydrogen ion concentration in plant cells and tissues. Protoplasma-Monogr. **2**. 1929.

Arrhenius, O., Naturwiss. **15**, 263. 1927.
Atzler, E. und G. Lehmann, Hb. norm. u. pathol. Physiol. **7/2**. 1927.
Bresslau, E., Verh. intern. Vereinig. f. theor. u. angew. Limnol. **3**, 56. 1926.
Buytendijk, F. J. und M. W. Woerdemann, Rouxs Arch. **112**, 387. 1927.
Chambers, R. and H. Pollack, J. gen. Physiol. **10**, 739. 1927.
Cohn, A., A. E. Mirsky and Y. Porosowsky, J. gen. Physiol. **12**, 463. 1929.
Haurowitz, F., Jahresber. ges. Physiol. **7/1**, 253. 1928.
Mevius, W., Reaktion des Bodens und Pflanzenwachstum. Naturwiss. u. Landwirtsch. **11**. 1927.
Needham, J. and D., Proc. roy. soc. Ser. B. **99**, 173. 1926.

Ogava, J., Proc. of the Imp. Acad. **3**, 699. 1927.
Reding, R. et A. Slosse, Cpt. rend. soc. biol. **98**, 870. 1928.
Schmidtmann, M., Zft. f. d. ges. exp. Med. **57**, 127. 1927.
Winterstein, H., Klin. Wochenschr. **7**, 241. 1928.

7, 8.

Kaho, H., Das Verhalten der Pflanzenzelle gegen Salze. Erg. d. Biol. **1**. 1926.
Loeb, J., Die Eiweißkörper und die Theorie der kolloidalen Erscheinungen. 1924.
Reichel, H. und K. Spiro, Ionenwirkungen und Antagonismus der Ionen. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **1**. 1927.
Rubinstein, D. L., Das Problem des physiologischen Ionenantagonismus. Protopl. **4**. 1927.
Zondek, S., Die Elektrolyte. 1927.

Boas, F., Das phyletische Anionenphänomen. 1927.
—, Bioch. Zft. **176**, 349. 1926. — Fortschr. d. Landwirtsch. **3**, 163. 1928.
Chambers, R. and P. Reznikoff, J. gen. Physiol. **8**, 369. 1926.
Freundlich, H. und W. Scholtz, Kolloidch. Beih. **16**, 234, 267. 1922.
Gellhorn, E., Pflügers Arch. **213**, 779. 1926; **213**, 789. 1926a; **216**, 181, 198. 1927; **219**, 716. 1928. — Biol. Bull. **59**, 339. 1930.
Höber, R. und A. Schürmeyer, Pflügers Arch. **214**, 516. 1926. — J. gen. Physiol. **8**, 265. 1926a.
Kaho, H., Biochem. Zft. **167**, 25. 1926.
Neuschlosz, Pflügers Arch. **181**, 17. 1920.
Rubinstein, D. L., Pflügers Arch. **214**, 1. 1926.
Spek, J., Protopl. **4**, 321. 1928.
Walker, Th., Planta **12**, 635. 1931.

9.

Blagoveschenski, A. W., Jahrb. wiss. Bot. **65**, 279. 1926.
Iljin, W. S., Die Permeabilität des Plasmas und die Anatonose. 1922.
Medwedewa, N. B., Zft. vgl. Physiol. **5**, 547. 1927.
Schlieper, C., Die Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Rev. Cambr. philos. Soc. **5**, 309. 1931.
Walter, H., Ber. dtsch. bot. Ges. **46**, 539. 1928.

10.

Gellhorn, E., Das Permeabilitätsproblem. Monogr. Ges.-Geb. d. Physiol. d. Pfl. u. T. **16**. 1929.
Höber, R., Der Stoffaustausch zwischen Protoplast und Umgebung. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **1**. 1927.
Stiles, W., Permeability. 1924.
Magistris, H., Die Lipoide. Erg. d. Physiol. **31**. 1931.
Meyer, H. H., Die Narkose. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **1**. 1927.
Winterstein, H., Die Narkose. 2. Aufl. Monogr. Ges.-Geb. Physiol. d. Pfl. u. T. **2**. 1926.

Bärlund, H., Acta bot. fenn. **5**. 1928.
Brooks, M. M., Protopl. **1**, 305. 1927.
McClendon, J. F., Protopl. **3**, 71. 1927.

Cole, W. H., and J. B. Allison, J. gen. Physiol. **14**, 71. 1930.
Collander, R., Jahrb. wiss. Bot. **60**, 358. 1921.
—, Soc. scient. Fennica, Comm. bot. **2/6**. 1926.
McDougal, D. F. and V. Moravek, Protopl. **2**. 1927.
Gellhorn, E., Pflügers Arch. **221**, 230. 1928.
Gellhorn, E. und H., Pflügers Arch. **221**, 247. 1928; 264. 1928a.
Gicklhorn, J., Protopl. **13**, 567. 1931.
Grafe, V., Naturwiss. **15**, 531. 1927.
Höber, R. und F. Hoffmann, Pflügers Arch. **220**, 558. 1928.
Höfler, K. und A. Stiegler, Protopl. **9**, 469. 1930.
Iljin, W. S., Protopl. **3**, 558. 1928.
Jordan, H. J., Naturwiss. **15**, 937. 1927.
Krebs, H. A. und D. Nachmansohn, Bioch. Zft. **186**, 478. 1927.
Krogh, A., Anatomie und Physiologie der Kapillaren. 1924.
Lepeschkin, W., Amer. Bot. **17**, 953. 1930.
Liesegang, R. E., Bioch. Zft. **177**, 238. 1926.
Michaelis, L., Naturwiss. **14**, 33. 1926.
Mond, R., Pflügers Arch. **217**, 618. 1927.
Mond, R. und F. Hoffmann, Pflügers Arch. **220**, 194. 1928; **219**, 467. 1928.
Netter, H., Forsch. u. Fortsch. **8**, 236. 1932.
Ruhland, E. und E. Hoffmann, Arch. f. wiss. Bot. **1**, 1. 1925.
Runnström, J., Protopl. **3**, 234. 1928.
Schönfelder, E., Planta **12**, 414. 1930.
Traube, J., Pflügers Arch. **218**, 744. 1928.
Wertheimer, E., Permeabilitätsstudien an einer überlebenden Membran. Fortschr. d. naturw. Forsch. N. F. **8**. 1927.
—, Protopl. **2**. 1927.
Winterstein, H., Klin. Wochenschr. **5**, 648. 1926.
Zain, H., Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. **125**, 53. 1927.

11.

Beutner, R., Die Entstehung elektrischer Ströme im lebenden Gewebe. 1920.
Cremer, M., Ursache der elektrischen Erscheinungen. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **8**. 1928.
Gildemeister, M., Die passiv-elektrischen Erscheinungen im Tier- und Pflanzenreich. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **8**. 1928.
Höber, R., Kataphorese, Ladung und Agglutination der Erythrocyten. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **6**. 1928.
Hoffmann, P., Ruhe- und Aktionsströme von Muskeln und Nerven. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **8**. 1928.
Keller, R., Die Elektrizität in der Zelle. 2. Aufl. 1925.
Pfeiffer, H., Elektrizität und Eiweiße. Wiss. Forschungsber. **21**. 1929.
Stern, K., Aktionsströme bei Pflanzen; Ruheströme bei Pflanzen. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **8**. 1928.

Beutner, R. (and others), Protopl. **10**, 1. 1930; **12**, 52. 1930; **12**, 145. 1930; **12**, 300. 1930; **12**, 481. 1930; **12**, 498. 1930.
Fürth, R., Naturwiss. **16**, 777. 1928. — Erg. d. Physiol. **27**, 864. 1928a.
Keller, R., Naturwiss. **17**, 100. 1929.
Pfeiffer, H., Protopl. **8**, 261. 1929. — Biol. gen. **5**, 399. 1929.

12, 13, 14.

Gottschalk, A., Über den Begriff des Stoffwechsels in der Biologie. Schaxels Abh. z. th. B. **12**. 1921.
Hochrein, M., Physikalisch-chemische Gesetzmäßigkeiten des Blutes. Erg. d. Physiol. **31**. 1931.
Meyerhof, O., Chemical dynamics of life Phenomena. 1924.
—, Thermodynamik des Lebensprozesses. Hb. Physik **11**. 1926.
Oppenheimer, C., Energetik der lebenden Substanz. Hb. Bioch. **2**. 1924.
—, Lehrbuch der Enzyme. 1927.
Oppenheimer, C. und R. Kuhn, Die Fermente und ihre Wirkungen. 5. Aufl. 1924ff.
Orthner, F., Energetik des Lebens. 1928.
Rubner, M., Die Gesetze des Energieverbrauchs. 1902.
Stern, E., Physikalische Chemie der Fermente. Hb. Bioch. **2**. 1924.
Zwaardemaker, H., Die im ruhenden Körper vorgehenden Energiewanderungen. Erg. d. Physiol. **5**. 1906.
—, Allgemeine Energetik des tierischen Lebens (Bioenergetik). Hb. norm. u. pathol. Physiol. **1**. 1927.

Atwater, Erg. d. Physiol. **1**, 1904.
Bauer, E., Die Grundprinzipien der rein naturwissenschaftlichen Biologie. Rouxs Vortr. u. Aufs. **26**. 1920.
—, Pflügers Arch. **220**, 480. 1928.
Blagoveschenski, A. V., Biol. gen. **5**, 427. 1929.
Hirsch, G. Ch., Rouxs Arch. **117**, 512. 1929.
Hofmeister, F., Naturwiss. Rundschau. **16**, 581. 1901.
Kottje, F., Ann. d. Phil. u. phil. Kr. **6**, 54. 1927.
Lillie, R. S., Science N. S. **66**, 139. 1927.
Needham, J., Quart. Rev. Biol. **3**, 77. 1928.

Viertes Kapitel

1—4.

Darstellungen des Gesamtgebietes.

Aron, M., Vie et Réproduction. 1929.
Bělař, K., Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. Hb. Vererbungswiss. **1**. 1928.
Cowdry, E. V. (and others), General Cytology. 1924.
Fischer, A., Gewebezüchtung. 3. Aufl. 1930.
Gurwitsch, A., Die histologischen Grundlagen der Biologie. 1930.
Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Hg. von W. v. Möllendorf. Bd. 1. 1929.
Handbuch der Pflanzenanatomie. Hg. von K. Linsbauer. Bd. 1, 2. 1920ff.
Hartmann, M., Allgemeine Biologie. **1**. 1925; **2**. 1927.
Heidenhain, M., Plasma und Zelle. **1**. 1907; **2**. 1912.
Heilbrunn, L. V., The colloid Chemistry of Protoplasm. Protoplasma-Monogr. **1**. 1928.
Hertwig, G., Die funktionelle Bedeutung der Zellstrukturen. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **1**. 1927.
—, Allgemeine mikroskopische Anatomie der lebenden Masse. Hb. d. mikr. Anat. d. Menschen. **1/1**. 1929.

Hertwig, O., Allgemeine Biologie. 6./7. Aufl. 1923.
Kiesel, A., Chemie des Protoplasmas. Protoplasma-Monogr. 4. 1930.
Meyer, Artur, Morphologische und physiologische Analyse der Zelle. 1920ff.
Sharp, L. W., Einführung in die Cytologie. Übers. von R. Jaretzky. 1931.
Wilson, E. B., The Cell in development and heredity. 3d ed. 1925.

1, 2, 3, 5.

Bělař, K., Der Formwechsel der Protistenkerne. Erg. u. Fortschr. d. Zool. **6**. 1926.
Fischer, A., Färbung, Fixierung und Bau des Protoplasmas. 1899.
Gicklhorn, J., Entwicklung und gegenwärtiger Stand einiger Probleme und Ziele der Vitalfärbung. Erg. Physiol. **31**. 1931.
Jacobs, W., Der Golgische Binnenapparat. Erg. Biol. **2**. 1927.
Lundegårdh, H., Zelle und Cytoplasma. Hb. Pflanzenanat. **1**. 1923.
Möllendorf, W. v., Farbenanalytische Untersuchung. Hb. Bioch. **2**. 1924.
Schürhoff, P. N., Die Cytologie der Blütenpflanzen. 1926.
—, Die Plastiden. Hb. Pflanzenanat. **1**. 1924.
Studnička, F. K., Die Organisation der lebenden Masse. Hb. mikr. Anat. d. Menschen. **I/1**. 1929.
Tischler, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie. Hb. Pflanzenanat. **2**. 1922.
Wassermann, F., Die Differenzierung der lebenden Masse. Hb. mikr. Anat. d. Menschen. **I/2**. 1929.

Bowen, R. H., Zft. Zellf. **6**, 689. 1928; **9**, 1. 1929.
Fankhauser, G., Rev. suisse Zool. **36**, 179. 1929.
Geitler, L., Naturwiss. **14**, 231. 1926.
Gutstein, M., Zft. Mikrosk. **46**, 337. 1929.
Joyet-Lavergne, Ph., Protopl. **6**, 84. 1929.
Jacobs, W., Zft. Zellf. **8**, 1. 1928.
Karpova, L., Zft. Zellf. **2**, 493. 1925.
Krüger, P., Naturwiss. **14**, 1021. 1926.
Martens, P., Bull. d'histol. appliquée. **5**, 229. 1928.
—, Cellule. **39**, 167. 1929.
Meves, F., Arch. mikr. Anat. **92**, 41. 1918.
Nassonov, D., Zft. Zellf. **3**, 472. 1926.
Noll, A., Jahresber. ges. Physiol. **9/1**, 1. 1928.
Painlevé, J., Arch. Anat. microsc. **23**, 1. 1927.
Pietschmann, K., Arch. Mikrobiol. **2**, 310. 1931.
Schaede, R., Ber. dtsch. bot. Ges. **44**, 298. 1926. — Erg. Biol. **5**, 1. 1927.
Schiller, J., Jahrb. wiss. Bot. **69**, 491. 1928.
Schumacher, J., Zbl. Bakteriol., Abt. 1, **97**, 81. 1926.
Strugger, S., Mitt. Naturwiss. Verein Neuvorpommern. **57** (Separat). 1930.
Unna, P. G., Histochemie der Haut. 1928.
Walker, C. E. and M. Allen, Proc. roy. soc. Ser. B. **101**, 468. 1927.

4.

Bělař, K., Der Formwechsel der Protistenkerne. Erg. u. Fortschr. d. Zool. **6**. 1926.
Dalq, A., Les données experimentales relatives au mécanisme de la division cellulaire. Biol. rev. **3**. 1928.
Wassermann, F., Das Wachstum der lebenden Masse. Hb. mikr. Anat. d. Menschen **I/2**. 1929.

Bělař, K., Naturwiss. **15**, 725. 1927. — Rouxs Arch. **118**, 359. 1929. — Zft. Zellf. **10**, 73. 1929a.
Schaede, R., Planta **8**, 381. 1929.
Spek, J., Rouxs Arch. **44**, 5. 1918. — Biol. Zbl. **39**, 23. 1919. — Rouxs Arch. **101**, 444. 1924.
Wenrich, D. H., Bull. mus. comp. Zool. **60**, 58. 1916.

4i.

Gassner, G., Der gegenwärtige Stand der Stimulationsfrage. Ber. dtsch. bot. Ges. **44**. 1926.
Gurwitsch, A., Das Problem der Zellteilung physiologisch betrachtet. Monogr. Ges.-Geb. d. Physiol. d. Pfl. u. T. **11**. 1926.
—, Über den heutigen Stand des Problems der mitogenetischen Strahlung. Protopl. **6**. 1929.
—, Die mitogenetische Strahlung. Monogr. Ges.-Geb. d. Physiol. d. Pfl. u. T. **25**. 1932.
Haberlandt, G., Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. allg. Bot. **2**. 1921.
Popoff, M., Die Zellstimulation. 1931.
Prát, E. und K. M. Malkowsky, Ursachen des Wachstums und der Zellteilung. Protopl. **2**. 1927.
Reiter, T. und D. Gábor, Zellteilung und Strahlung. Wiss. Veröff. a. d. Siemens-Konzern. 1926.
Verhandlungen des II. Internationalen Zellforscherkongresses. Erster Tag. Arch. f exp. Zellf. **11/1, 2**. (Gurwitsch, Reiter und Gábor, Dessauer, Stempell, Tokin, Wassermann, Siebert, Magrou). 1931.

Czaia, A., Biol. Zbl. **50**, 577. 1930.
Gigou, A. und M. Noverray, Schweiz. med. Wochenschr. **1930/1**. 585.
Haberlandt, G., Sitzber. Preuß. Akad. d. Wiss. Physik.-math. Kl. **20/22**, 327. 1929.
Pearsall, W. H. and J. H. Priestley, New Phytologist. **22**, 185. 1923.
Peter, K., Protopl. **10**, 631. 1930.
Pfeiffer, H., Arch. exp. Zellf. **11**, 346 . 1931.
Schreiber, H. und W. Friedrichs, Bioch. Zft. **227**, 386. 1930.
Siebert, W., Bioch. Zft. **220**, 487. 1930.
Stempell, W. und G. Rombert, Protopl. **13**, 28. 1931.
Tokin, B. P., Biol. Zbl. **50**, 641. 1930.

6.

Viren:

Discussion on ultramicroscopic viruses infecting animals and plants. Proc. roy. soc. **104**. 1929.
Kraus, Zbl. f. Bakteriol., Abt. 1. **97**, 160. 1926.
Miehe, H., Biol. Zbl. **43**, 1. 1923.
Rabinowitsch-Kempner, L., Forsch. u. Fortschr. **5**, 247. 1928.
Schaffnitz, E., Beitr. z. Pflanzenzucht. **1927**. 25.
Vinsen, C. G. and A. W. Petre, Bot. gaz. **87**, 14. 1929.
Waldmann, O., G. Pyl und F. Hecker, Naturwiss. **20**, 129, 150. 1932.

Bakteriophagen:

Bechhold, H. und L. Villa, Zbl. f. Bakteriol. **105**. 1926.
Bronfenbrenner, J. J. and P. Reichert, Proc. soc. exp. Biol. and Med. **24**. 1926.
Hammerschmidt, J., Jahresber. ges. Physiol. **5/1**, 625, 1926; **7/1**, 972. 1928.
d'Herelle, F., Le bactériophage et son comportement. 2ème ed. 1926.
Prausnitz, C., Zbl. Bakteriol., Abt. 1. **106**, 300. 1928.
Schlossberger, H., Zbl. f. Haut- u. Geschlechtskr. 1922.
Schnabel, A., Jahresber. ges. Physiol. **3/1**, 539. 1925.

7.

Clara, M., Monit. zool. **38**, 238. 1927. — Zft. mikr.-anat. Forschg. **13**, 72. 1928; **22**, 145. 1930.
Ehrenberg, R., Theoretische Biologie. 1923.
Gaidukov, N., Protopl. **6**, 162. 1929.
Gicklhorn, J., Protopl. **2**, 89. 1927.
Giersberg, H., Rouxs Arch. **51**, 150. 1922.
Jacobj, W., Rouxs Arch. **106**, 124. 1925. — Zft. Anat. **81**, 563. 1926. — Anat. Anz. **61**, Ergh., 222. 1926.
Koltzoff, N., Biol. Zbl. **48**, 545. 1928.
Monschau, M., Protopl. **9**, 536. 1930.
Spek, J., Kolloid-Zft. **46**, 314. 1928.
—, Die sichtbaren Zellstrukturen im Lichte der allgemeinen Physiologie. In „Lehrb. d. allg. Physiol." 1931.
Voss, H., Zft. Zellf. **7**, 187. 1928.
Woodger, J. H., Biological Principles. 1929.

8.

Nageotte, J., L'organisation de la matière dans ses rapports avec la vie. 1922.
Ritter, W. E. and E. W. Bailey, The organismal conception. Univ. Calif. publ. in Zool. **31**. 1928.
Studničkа, F., Die Organisation der lebenden Masse. Hb. mikr. Anat. d. Menschen. **1/1**. 1929.

Beykirch, A. und H. Meyer, Bruns' Beitr. **148**, 630. 1930.
Fischer, A., Jahresber. ges. Physiol. **7/1**, 43. 1926.
Franz, V., Probiologie und Organisationsstufen. Schaxels Abh. z. th. B. **6**. 1920.
Heringa, G. C. und H. A. Lohr, Bull. d'histol. appliquée **3**, 201. 1926.
Maximow, A., Zft. mikr.-anat. Forschg. **7**, 625. 1929.
Monterosso, B., Atti d. reale accad. naz. dei Lincei rinc. Ser. **6/3**. 1926.
Nageotte, J., Cpt. rend. soc. biol. **94**, 1130. 1926. — Virchows Arch. **263**. 1927.
Pascher, A., Biol. Zbl. **50**, 1. 1930.
Rohde, E., Zelle und Gewebe in neuem Licht. Rouxs Vortr. **20**. 1914. — Zft. wiss. Zool. **120**, 385. 1923.
Starling, E. H., Hb. norm. u. pathol. Physiol. **15**, 1. 1930.
Weidenreich, F., Virchows Arch. **250**. 1926.

9.

Heidenhain, M., Formen und Kräfte in der lebendigen Natur. Rouxs Vortr. **32**. 1923.

—, Ein vorläufiger Bericht über die Spaltungsgesetze der Blätter. Zft. Anat. u. Entw.-Gesch. **90**. 1929.

Hueck, W., Die Synthesiologie von M. Heidenhain. Naturwiss. **14**, 149. 1926.

10.

Woodger, J. H., The „Concept of Organism" and the relation between Embryology and Genetics. 1—3. Quart. Rev. Biol. **5/6**. 1930/31.

Einaudi, M., Sperimentale **80**, 77. 1926.

Sokoloff, B., Biol. gen. **2**, 183. 1926.

11.

Goetsch, W., Tierkonstruktionen. 1925.

Haering, Th., Über Individualität in Natur und Geisteswelt. Wiss. u. Hyp. **30**. 1926.

Issajew, W., Rouxs Arch. **108**, 1. 1926.

Ritter, W. E., Americ. J. of Sociol. **35**, 271. 1929.

Steche, O., Arbeitsteilung bei „höheren" Organismen. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **1**. 1927.

Steinmann, P., Rouxs Arch. **112**, 333. 1927.

Schaxel, J., Erkenntnis **1**, 467. 1931.

12.

Alverdes, F., Tiersoziologie. Forsch. z. Völkerpsych. u. Soziol. **1**. 1925.

Bodenheimer, F. S., Biol. Zbl. **48**, 714. 1928.

Braun, F., Naturwiss. **17**, 895. 1929.

Buchner, P., Naturwiss. **16**, 377. 1928.

—, Tier und Pflanze in Symbiose. 2. Aufl. 1930.

Friederichs, K., Naturwiss. **15**, 153, 182. 1927.

—, Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwissenschaftlichen Zoologie. **1**, **2**. 1930.

Goetsch, W., Tierkonstruktionen. 1925.

Gradmann, H., Naturwiss. **18**, 641, 662. 1930.

Simmel, G., Grundfragen der Soziologie. 1917.

Steche, O., Parasitismus und Symbiose. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **1**. 1927.

Woltereck, R., Biol. Zbl. **48**, 521. 1928.

Wasmund, E., Verh. Naturhistor.-Med. Vereing. zu Heidelbg. **16**, 466. 1929.

Zwölfer, Biol. Zbl. **50**, 729. 1930.

Fünftes Kapitel

Darstellungen des Gesamtgebietes.

de Beer, G. R., An Introduction to Experimental Embryology. 1926.

Bertalanffy, L. v., Kritische Theorie der Formbildung. Schaxels Abh. z. th. B. **27**. 1928.

Brachet, A., La Vie créatrice des formes. 1927.

Brandt, W., Grundzüge einer Konstitutionsanatomie. 1931.

Dürken, B., Lehrbuch der Experimentalzoologie. 2. Aufl. 1928.
—, Grundriß der Entwicklungsmechanik. 1929.
Hertwig, G., Physiologie der embryonalen Entwicklung. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **14**. 1926.
Morgan, Th. H., Experimental Embryology. 1927.
Przibram, H., Experimentalzoologie. 1—7. 1909—1931.
Schleip, W., Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Tieren. Hb. Vererbungswiss. **3**. 1927.
—, Die Determination der Primitiventwicklung. 1929.
Weiss, P., Entwicklungsphysiologie der Tiere. Wissensch. Forschungsber. **22**. 1930.

1.

André, H., Über künstliche Blatt- und Blütenmetamorphosen bei der Schneebeere. Schaxels Abh. z. th. B. **25**. 1927.
Goebel, K., Organographie der Pflanzen.
Hertwig, G. und P., Regulation von Wachstum, Entwicklung und Regeneration durch Umweltfaktoren. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **16/1**. 1930.
Klebs, G., Willkürliche Entwicklungsänderung bei Pflanzen. 1903.
Pfeiffer, H., Grundlinien zur Entwicklungsmechanik der Pflanzengewebe. Schaxels Abh. z. th. B. **20**. 1925.

2.

Dalcq, A., Les bases physiologiques de la fécondation et de la parthenogènese. 1928.
Just, E., The present status of the fertilizin theory of fertilization. Protopl. **10**. 1930.
Just, E. and F. R. Lillie, Fertilization . In „General Cytology". 1924.
Runnström, J., Protopl. **4**, 398. 1928; **5**, 101. 1928a.
Spek, J., Allgemeine Physiologie der Entwicklung und Formbildung. In „Lehrb. d. allg. Physiol." 1931.

3.

Goerttler, K., Zft. Anat. u. Entw.-Gesch. **80**, 283. 1926. — Rouxs Arch. **112**, 517. 1927.
Lehmann, F. E., Rouxs Arch. **113**, 123. 1928; **117**, 312. 1929.
Marx, A., Rouxs Arch. **123**, 333. 1930.
Rhumbler, L., Hb. biol. Arbeitsmeth., Abt. **5**, T. **3**a. 1923.
Spek, J., Biol. Zbl. **39**, 13. 1919.
Vogt, W., Rouxs Arch. **106**, 542. 1925; **120**, 384. 1929.
Thompson, d'Arcy W., On Growth and Form. 1917.

4.

Mangold, O., Das Determinationsproblem. I. Erg. d. Biol. **3**. 1928.
—, II. Erg. d. Biol. **5**. 1929.
Spemann, H., Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. Naturwiss. **7**. 1919.
—, Zur Theorie der tierischen Entwicklung. Rektoratsrede. Freiburg. 1923.
—, Über Organisatoren in der tierischen Entwicklung. Naturwiss. **12**. 1924.
—, Neue Arbeiten über Organisatoren in der tierischen Entwicklung. Naturwiss. **15**. 1927.

Balinsky, B. J., Rouxs Arch. **107**, 679. 1926; **110**, 71. 1927.
Bautzmann, H., Rouxs Arch. **108**, 283. 1926; **110**, 631. 1927; **114**, 177. 1928; **119**, 1. 1929.
Brandt, W., Rouxs Arch. **114**, 54. 1928.
Bytinsky-Salz, H., Rouxs Arch. **114**, 543. 1929; **118**, 121. 1929.
Copenhaver, W. M., J. exp. Zool. **43**, 321. 1926.
Fell, H. B., Arch. exp. Zellf. **7**, 69. 1928.
Filatow, D., Rouxs Arch. **107**, 572. 1926; **110**, 1. 1927.
Geinitz, B., Rouxs Arch. **106**, 357. 1925.
Gilchrist, F. G., Quart. Rev. Biol. **4**, 544. 1929.
Graeper, L., Erg. d. Anat. u. Entw.-Gesch. **27**, 693. 1927.
Hertwig, G., Rouxs Arch. **111**, 292. 1927.
Hoadley, L., J. exp. Zool. **52**, 7. 1928.
Hörstadius, Sv., Acta zool. **9**, 1. 1928.
Lehmann, F. E., Rouxs Arch. **108**, 243. 1926.
Köhler, W., Rouxs Arch. **112**, 315. 1927.
Lillie, F. R., Rouxs Arch. **118**, 499. 1929.
Mangold, O., Naturwiss. **13**, 213. 1925; **16**, 387. 1928; **16**, 661. 1928. — Verh. d. dtsch. Zool. Ges. **1929**. 166. — Naturwiss. **19**, 905. 1931; **20**, 371. 1932.
Mangold, O. und F. Seidel, Rouxs Arch. **111**, 593. 1927.
Mangold, O. und H. Spemann, Rouxs Arch. **111**, 341. 1927.
Marx, A., Rouxs Arch. **123**, 333. 1930.
Pasquini, D., Atti Accad. naz. Lincei **9**, 99. 1929.
Penners, A., Zft. wiss. Zool. **127**, 1. 1926.
Runnström, J., Ark. f. Zool. **18**, Heft 1. 1926. — Protopl. **4**, 398. 1928. — Acta Zool. **9**, 365. 1928a.
Seidel, F., Biol. Zbl. **46**, 321. 1926; **48**, 230. 1928; **49**, 577. 1929. — Rouxs Arch. **119**, 322. 1929.
Spemann, H., Rouxs Arch. **43**, 498. 1918. — Zft. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **33**, 272. 1924. — Zft. Zool. **151**, 105. 1928. — Naturwiss. **17**, 287. 1929. — Zool. Anz. Supplbd. **5**, 129. 1931. — Rouxs Arch. **123**, 389. 1931a.
Spemann, H. und B. Geinitz, Rouxs Arch. **109**, 129. 1927.
Spemann, H. und H. Mangold, Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Mech. **100**, 599. 1924.
Strangeways, T. P. and H. B. Fell, Proc. roy. soc. Ser. B. **100**, 273. 1926.
Ubisch, L. v., Rouxs Arch. **117**, 80. 1929.
Vogt, W., Zool. Anz. Supplbd. **3**, 26. 1928.

5.

Bautzmann, H., Naturwiss. **17**, 818. 1929.
Dürken, B., Rouxs Arch. **107**, 727. 1926.
Holtfreter, J., Rouxs Arch. **117**, 421. 1929. — Verh. dtsch. Zool. Ges. **1929**a. 174. — Rouxs Arch. **124**, 404. 1931. — Verh. dtsch. Zool. Ges. **1931**a. 158.
Kusche, W., Rouxs Arch. **120**, 192. 1929.
Lehmann, F. E., Rouxs Arch. **117**, 312. 1929.
Mangold, O., Naturwiss. **13**, 213. 1925.
Marx, A., Rouxs Arch. **123**, 333. 1930.
Spemann, H., und O. Schotté, Naturwiss. **20**, 463. 1932.
Wassermann, F., Die Differenzierung der lebenden Masse. Hb. mikr. Anat. d. Menschen. **I/2**. 1929.
Woodger, J. H., Quart. Rev. Biol. **5**, 1. 1930; **5**, 438. 1930; **6**, 178. 1931.

6.

Blacher, L. J. (und Mitarbeiter), Rouxs Arch. **123**, 230, 240, 266. 1930; **124**, 138. 1931.
Przibram, H., Form und Formel im Tierreich. 1922.
Schmalhausen, W., Rouxs Arch. **108**, 322. 1926.
Weiss, P., Biol. Zbl. **48**, 551. 1928. — Rouxs Arch. **116**, 438. 1929.

7.

Child, C. M., The physiological gradients. Protopl. **5**. 1929.

Bánki, Anat. Anz. **63**, Ergh., 198, 1927.
Child, C. M., Rouxs Arch. **117**, 21. 1929a.
Detwiler, S. R., J. exp. Zool. **52**, 515. 1929.
Gilchrist, F. G., Physiol. Zool. **1**, 231. 1928.
Goerttler, K., Anat. Anz. **66**, Ergh., 132. 1928.
Goetsch, W., Naturwiss. **14**, 111. 1926. — Sitzber. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München. **37**, 6. 1927. — Rouxs Arch. **117**, 211. 1929.
Hörstadius, Sv., Acta Zool. **9**, 1. 1928.
Mangold, O., Erg. d. Biol. **5**, 290. 1929.
Parker, G. H., Brit. J. exp. Biol. **6**, 412. 1929.
Penners, A. und W. Schleip, Zft. wiss. Zool. **130**, 305. 1928; **131**, 1. 1928a.
Ranzi, R., Atti Accad. naz. Lincei **8**, 423. 1928.
Runnström, J., Acta Zool. **7**, 117. 1926.
Schleip, W. und A. Penners, Verh. phys.-med. Ges. zu Würzbg. **51**, 46. 1926.
Ubisch, L. v., Rouxs Arch. **117**, 80. 1929.
Weigmann, R., Zft. wiss. Zool. **129**, 48. 1927.
Weiss, P., Jahresber. ges. Physiol. **1926**. 107; **1928**. 70.

8.

Korschelt, E., Regeneration und Transplantation. **1**. 1927.

Fischer, A., Cytologia. **1**, 217. 1928.
Goetsch, W., Tierkonstruktionen. 1925.
Guyénot, E., Rev. suisse de zool. **34**, 127. 1927.
Guyénot, E. et O. Schotté, Cpt. rend. soc. biol. **94**, 1050. 1926.
Hellmich, W., Rouxs Arch. **121**, 135. 1930.
Issajew, W., Rouxs Arch. **108**, 1. 1926.
Jennings, H., Vie et mort. Französisch 1927.
Küster, E., Scientia **40**, 297. 1926.
Metcalf, M. M., Proc. nat. Acad. of sci. **12**, 234. 1926.
Schotté, O., Cpt. rend. des séances soc. physique et histoire natur. Genève. **43**, 126. 1926.
Spek, J., Rouxs Arch. **111**, 119. 1927.
Steinmann, P., Rouxs Arch. **108**, 446. 1926. — Rev. suisse de zool. **35**, 201. 1928.
Thompson, d'Arcy W., On Growth and Form. 1917.
Valette, M., Bull. biol. France et Belg. **63**, 95. 1929.
Vogt, W., Anat. Anz. **71**, Ergh., 141. 1931.
Wachs, H., Rouxs Arch. **46**, 328. 1920.
Weiss, P., Rouxs Arch. **102**, 673. 1924; **104**, 359. 1925; **107**, 1. 1927; **111**, 316. 1927a.

9.

Detwiler, S. R., Naturwiss. **15**, 873, 895. 1927.
Hamburger, V., Naturwiss. **15**, 637. 1927.
Ponse, K., Rouxs Arch. **121**, 755. 1930.
Rasdorsky, W., Biol. gen. **5**, 63. 1929. — Beih. z. bot. Zbl. I, **47**, 192. 1930.
Roux, W., Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. I. 1895.
Schultze, W., Der Einfluß der inkretorischen Drüsen und des Nervensystems auf Wachstum und Differenzierung. Hb. norm. u. pathol. Physiol. **16/1**. 1930.
Schwarz, W., Beih. z. bot. Zbl. I. **46**, 306. 1930.
Weiss, P., Biol. Zbl. **48**. 68. 1928.
Wetzel, G., Rouxs Arch. **114**, 65. 1928.

10, 11.

Anikin, A. W., Das morphogene Feld der Knorpelbildung. Rouxs Arch. **114**, 1929.
Bertalanffy, L. v., Kritische Theorie der Formbildung. Schaxels Abh. z. th. B. **27**. 1928.
—, Tatsachen und Theorien der Formbildung als Weg zum Lebensproblem. Erkenntnis **1**. 1930.
—, Modern Theories of Development. Translated by J. H. Woodger. (Im Druck.)
Driesch, H., Philosophie des Organischen. 4. Aufl. 1928.
Dürken, B., Verhältnis von Zelle und Organismus vom entwicklungsmechanischen Standpunkt. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 102. Jahresber. 1929.
Goldschmidt, R., Physiologische Theorie der Vererbung. 1927.
Gurwitsch, A., Über den Begriff des embryonalen Feldes. Rouxs Arch. **51**. 1921.
—, Weiterbildung und Verallgemeinerung des Feldbegriffes. Rouxs Arch. **112**. 1927.
—, Die histologischen Grundlagen der Biologie. 1930.
Gurwitsch, L. F., Die Verwertung des Feldbegriffes zur Analyse embryonaler Differenzierungsvorgänge. Arch. mikr. Anat. u. Entw.-Mech. **101**. 1924.
Köhler, W., Gestaltprobleme und Anfänge einer Gestalttheorie. Jahresber. ges. Physiol. **3**. 1925.
—, Zum Problem der Regulation. Rouxs Arch. **112**. 1927.
Przibram, H., Die anorganischen Grenzgebiete der Biologie. 1926.
Rudy, H., Die biologische Feldtheorie. Schaxels Abh. z. th. B. **29**. 1931.
Schaxel, J., Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. 1915.
—, Über die Natur der Formvorgänge in der tierischen Entwicklung. Rouxs Arch. **50**. 1922.
Weiss, P., Morphodynamik. Schaxels Abh. z. th. B. **23**. 1926.
—, Morphodynamische Feldtheorie und Genetik. Zft. ind. Abst.- u. Vererbungsl. Supplbd. II. 1928.

Abhandlungen zur theoretischen Biologie,

herausgegeben von **Dr. Julius Schaxel**, Professor an der Universität Jena

Heft 1: **Über die Darstellung allgemeiner Biologie** von **Julius Schaxel.** 61 S. (1919). Einzelpreis geheftet 4.80

„ 2: **Das Problem der historischen Biologie** von **Richard Kroner.** 35 S. (1919). Einzelpreis geheftet 2.40

„ 3: **Der Begriff der organischen Form** von **Hans Driesch.** 83 S. (1919). Einzelpreis geheftet 6.—

„ 4: **Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme** von **Erich Wasmann,** S. J. Mit 2 Taf. und 1 Textabb. 176 S. (1920). Einzelpreis geheftet 12.—

„ 5: **Die Verwandtschaftsbegriffe in Biologie und Physik, und die Darstellung vollständiger Stammbäume** von **Kurt Lewin.** Mit 11 Textabb. 34 S. (1920). Einzelpreis geheftet 2.40

„ 6: **Probiologie und Organisationsstufen.** Eine Hypothese und ihre Anwendung auf die Morphologie von **Victor Franz.** 36 S. (1920). Einzelpreis geheftet 2.40

„ 7: **Die Grundfiktionen der Biologie** von **Julius Schultz.** 74 S. (1920). Einzelpreis geheftet 5.30

„ 8: **Über die Aufgaben der Tierpsychologie** von **Bastian Schmid.** 42 S. (1921). Einzelpreis geheftet 3.—

„ 9: **Rassen- und Artbildung** von **Friedrich Alverdes.** 118 S. (1921). Einzelpreis geheftet 8.40

„ 10: **Botanische Betrachtungen über Alter und Tod** von **Ernst Küster.** 44 S. (1921). Einzelpreis geheftet 3.—

„ 11: **Reiz, Bedingung und Ursache in der Biologie** von **Paul Jensen.** 70 S. (1921). Einzelpreis geheftet 5.40

„ 12: **Über den Begriff des Stoffwechsels in der Biologie** von **A. Gottschalk.** 57 S. (1921). Einzelpreis geheftet 4.20

„ 13: **Die Beziehungen der Lebenserscheinungen zum Bewußtsein** von **Theodor Ziehen.** 66 S. (1921). Einzelpreis geheftet 4.80

„ 14: **Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie** von **Emil Ungerer.** 135 S. (1922). Einzelpreis geheftet 9.60

„ 15: **Über umkehrbare Prozesse in der organischen Welt** von **Valentin Haecker.** 39 S. (1922). Einzelpreis geheftet 3.—

„ 16: **Grundlagen einer Biodynamik** von **Johannes Reinke.** 160 S. (1922). Einzelpreis geheftet 12.—

„ 17: **Versuch einer synthetischen Biologie** von **Professor Alexander Gurwitsch.** 83 S. (1923). Einzelpreis geheftet 4.80

„ 18: **Aufbau mathematischer Biologie** von **Professor Dr. phil., Dr. med. (h. c.) Hans Przibram.** 68 S. (1923). Einzelpreis geheftet 3.60

„ 19: **Die Ameisenmimikry** von **Dr. h. c. E. Wasmann,** S. J. Mit drei photographischen Doppeltafeln. 164 S. (1925). Einzelpreis geheftet 12.—

„ 20: **Grundlinien zur Entwicklungsmechanik der Pflanzengewebe** von **Dr. H. Pfeiffer.** 99 S. (1925). Einzelpreis geheftet 8.—

Bei Abnahme von 4 verschiedenen Heften ermäßigen sich die vorstehenden Einzelpreise um 25%.

Fortsetzung bitte wenden

Abhandlungen zur theoretischen Biologie,

herausgegeben von **Dr. Julius Schaxel**, Professor an der Universität Jena

Heft 21: **Über die logischen Prinzipien der ärztlichen Diagnose** von **Dr. med. Fritz Mainzer.** 51 S. (1925). Einzelpreis geheftet 4.—

„ 22: **Die Isopotenz allgemeiner homologer Körperteile des Metazoenorganismus** von **Prof. Dr. N. G. Lebedinsky.** 36 S. Einzelpreis geheftet 4.40

„ 23: **Morphodynamik.** Ein Einblick in die Gesetze der organischen Gestaltung an Hand von experimentellen Ergebnissen von **Dr. Paul Weiss.** Mit 5 Textabb. 43 S. (1926). Einzelpreis geheftet 3.60

„ 24: **Die Bedeutung der scholastischen Philosophie für das heutige medizinische Denken.** Eine historische und methodologische Studie von **Prof. Dr. Maximilian Sternberg.** 22 S. (1926). Einzelpreis geheftet 2.40

„ 25: **Über künstliche Blatt- und Blütenmetamorphosen bei der Schneebeere** (Symph. rac. Michx.) nebst Versuch einer charakterologischen Analyse pflanzlicher Lebensfunktionen von **Dr. Hans André**, Privatdozenten an der Universität Köln. Mit 2 Farbtafeln, 59 Figuren und 7 graphischen Darstellungen. 100 S. (1927). Einzelpreis geheftet 14.—

„ 26: **Das Leben in finaler Auffassung** von **Eugenio Rignano**, Prof. a. d. Universität in Mailand. Autorisierte deutsche Ausgabe von Paul Graf Thun-Hohenstein. Mit einem Vorwort von Hans Driesch. (35 S.) (1927). Einzelpreis geheftet 3.60

„ 27: **Kritische Theorie der Formbildung** von **Dr. L. Bertalanffy.** 243 S. (1928). Einzelpreis geheftet 18.60

„ 28: **Biologie und organische Chemie** von **Prof. Dr. K. Sapper.** (VII u. 50 S.) 1930. Einzelpreis geheftet 5.—

„ 29: **Die biologische Feldtheorie** von **Dr. H. Rudy.** (IV u. 64 S.) 1930. Einzelpreis geheftet 6.—

„ 30: **Die psychologische Autonomie des organischen Handelns** von **Dr. Johann Albrecht Loeser.** (VIII u. 146 S.) 1931 Einzelpreis geheftet 16.—

Bei Abnahme von wenigstens 4 verschiedenen Heften ermäßigen sich die vorstehenden Einzelpreise um 25%.

Kritische Theorie der Formbildung von **Dr. L. Bertalanffy.** (Lieferung 27 der Abhandlungen zur theoretischen Biologie.) 243 S. (1928) Geheftet 18.60

Bilder aus der Geschichte der biologischen Grundprobleme von **Professor Dr. W. von Buddenbrock.** Mit 8 Bildnistafeln. (VIII u. 158 S.) 1930 Gebunden 8.75

Blütenbiologie I, Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten von **Dr. Hermann Cammerloher,** Privatdozenten an der Universität in Wien. (Sammlung Borntraeger Bd. 15.) Mit 64 Textfiguren und 2 Tafeln. (199 S.) 1931 Gebunden 12.—

360625

Bertalanffy, Ludwig von
Theoretische Biologie. vol.1.

Biol
B

DATE. NAME OF BORROWER.

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
LOWE-MARTIN CO. LIMITED